

Die biologische Bedeutung der
Tergittaschendrüsen der Bienenkönigin

Günther Vierling

1976

Die biologische Bedeutung der
Tergittaschendrüsen der Bienenkönigin

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität
München



vorgelegt von
Günther Vierling
aus Augsburg

München 1976



1. Berichterstatter: Prof. Dr. M. Renner
2. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. h. c. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 10.8.1976

INHALT

	Seite
A. EINLEITUNG	1
B. DIE MORPHOLOGIE DER TERGITTASCHENDRÜSEN	3
C. Die WIRKUNG DES ABDOMINALEN LOCKSTOFFES AUF JUNGE ARBEITERINNEN	3
I. Methode	5
II. Ergebnisse	9
1.) Die relative Lockwirkung von Körperteilen von Königinnen mit und ohne Mandibeldrüsen	9
a) Wägetest mit unversehrten Königinnen	10
b) Wägetest mit Königinnen, denen die Mandibeldrüsen entfernt worden waren	11
c) Simultan-Test mit unversehrten und mit mandibeldrüsenlosen Königinnen	13
d) Fern- und Nahwirkung des mandibularen und abdominalen Lockstoffes im Wägetest	17
2.) Handelt es sich bei dem abdominalen Lockstoff um das Sekret der Tergittaschendrüsen?	19
a) Die Wirkung (unvollkommen) isolierter Tergittaschendrüsen	20
b) Die Wirkung von Extrakten aus Tergitstreifen einerseits und aus Kopf+Thorax andererseits	21
c) Die relative Lockwirkung von Äthanolextrakten aus Mandibeldrüsen, Tergittaschendrüsen und aus Koschewnikow'schen Drüsen	22
3.) Die zeitabhängige Zunahme der Attraktivität bei frischgeschlüpften Königinnen ohne Mandibeldrüsen	24
4.) Untersuchungen zur Chemie der Attraktionspheromone der Tergittaschendrüsen	26
III. Diskussion	28

	Seite
D. DIE BIOLOGISCHE BEDEUTUNG DER TERGITTASCHENDRÜSEN BEIM HOCHZEITSFLUG DER KÖNIGIN	33
I. Einführung	33
II. Material und Methode	34
III. Ergebnisse	38
1.) Der Anflug der Drohnen bei drehendem Karussell	38
a) Die Wirkung der 9-Oxodecensäure beim Hoch- zeitsflug	38
b) Die Wirkung des Sekretes der Tergittaschen- drüsen beim Hochzeitsflug	43
2.) Der Anflug der Drohnen bei stehendem Karussell	45
a) Vergleich der Lockwirkungen von Königinnen mit Mandibeldrüsen, Königinnen ohne Mandibeldrüsen, 9-Oxodecensäure und Königinnen ohne Mandibel- drüsen und 9-Oxodecensäure	45
b) Vergleich der Lockwirkungen von Tergitstreifen und Kopf+Thorax	48
3.) Der Einfluß des Sekretes der Tergittaschendrüsen auf die Kopulationsbereitschaft der Drohnen	48
IV. Diskussion	51
ZUSAMMENFASSUNG	53
LITERATUR	54

A. EINLEITUNG

Olfaktorische Kommunikation spielt, neben anderen Verständigungsweisen im Bienenstaat eine bedeutende Rolle. Vor allem die Bienenkönigin steuert mit Hilfe von Pheromonen Verhaltensweisen und Entwicklungsvorgänge bei Arbeiterinnen und Drohnen (C.G. BUTLER 1954, J. PAIN 1954, A.P. GROOT u. S. VOOGD 1954, N.E. GARY 1962, J. SIMPSON 1963). Sie ist die zentrale Figur im Bienenstaat. Fast ständig ist sie von einem Kreis junger Arbeiterinnen, die sie pflegen und füttern, umgeben. Bewirkt wird diese "Hofstaatbildung" durch Pheromone, die von der Königin produziert werden (J. PAIN 1954). Als einziges vollwertiges Weibchen legt nur sie Eier. Die Ovarien der Arbeiterinnen sind viel kleiner als die der Königin; sie bestehen nur aus wenigen Ovariolen, sind aber gleichwohl fähig, reife Eier zu produzieren. Das geschieht jedoch nur in weisellosen⁺ Völkern. Bei weiselrichtigen Völkern verhindert ein von der Königin ausgeschiedenes Pheromon die Entwicklung von Eiern in den Gonaden der Arbeiterinnen (A.P. GROOT u. S. VOOGD 1954). Pheromone der Königin verhindern außerdem, daß weitere Königinnen nachgezogen werden (C.G. BUTLER 1954).

Auch außerhalb des Bienenstockes haben Königinnenpheromone wichtige Funktionen. Beim Schwärmen finden die Arbeiterinnen die Königin olfaktorisch. Dafür und für den Zusammenhalt des Schwarmes, sind wiederum von der Königin produzierte Pheromone verantwortlich (J. SIMPSON 1963, C.G. BUTLER u. J. SIMPSON 1967). Schließlich locken beim Hochzeitsflug der jungen Königin Pheromone die Drohnen an (N.E. GARY 1962).

Eine Reihe sorgfältiger Untersuchungen ergab, daß für die Attraktivität und für die physiologische Kastration das Sekret der Mandibeldrüsen von hoher Bedeutung ist (C.G. BUTLER u. J. SIMPSON 1958, J. PAIN et al. 1960, N.E. GARY 1962). Es enthält neben mindestens 30 anderen Substanzen, vor allem in großer Menge (0,1 - 0,2 mg pro Drüse) eine ungesättigte Fettsäure, die 9-Oxodecensäure (R.K. CALLOW u. N.C. JOHNSTON 1960, M. BARBIER u. E. LEDERER 1960, C.G. BUTLER et al. 1961). Obwohl die

⁺ Als weisellos bezeichnet man Bienenvölker ohne Königin. "Der Weisel" ist eine heute nicht mehr gebräuchliche Bezeichnung für die Königin.

9-Oxodecensäure den überwiegenden Teil des Drüsensekretes ausmacht, scheint sie für die Arbeiterinnen innerhalb des Stockes nicht attraktiv zu sein (C.G. BUTLER 1960). Attraktiv für die Arbeiterinnen ist jedoch der Gesamtextrakt der Mandibeldrüse (J. PAIN 1961). In weiselosen Versuchsgruppen vermag die 9-Oxodecensäure die Ovarienentwicklung bei Arbeiterinnen zu einem bestimmten Prozentsatz zu unterdrücken; sie verhindert außerdem die Nachzucht weiterer Königinnen. Nie jedoch hat sie die gleiche Wirkung wie ein Gesamtextrakt aus Königinnen.

Zusammen mit der 9-Hydroxydecensäure, die ebenfalls von den Mandibeldrüsen produziert wird, bewirkt die 9-Oxodecensäure, daß die Bienen beim Schwärmen die Königin finden und sich zur Schwarmtraube niederlassen (C.G. BUTLER u. J. SIMPSON 1967). Schließlich fand N.E. GARY (1962), daß die 9-Oxodecensäure während des Hochzeitsfluges der Königin die Funktion eines Sexuallockstoffes erfüllt.

Die physiologische Bedeutung der übrigen Bestandteile des Mandibeldrüsensekretes blieb ungeklärt. Möglichkeiten zu weiteren Analysen brachte ein von N.E. GARY 1961 entwickeltes Verfahren, die Mandibeldrüsen operativ zu entfernen. Solche mandibeldrüsenlosen Königinnen erwiesen sich überraschenderweise für Arbeiterinnen noch attraktiv; sie vermögen außerdem in kleinen Völkern (5.000 - 10.000 Bienen) die Eientwicklung bei Arbeiterinnen zu hemmen (H.H.W. VELTHUIS u. J. VAN ES 1964) und in Völkern mittlerer Größe (20.000 - 40.000 Bienen) die Nachzucht weiterer Königinnen zu verhindern (N.E. GARY 1970). Junge, unbegattete Königinnen ohne Mandibeldrüsen unternehmen auch Hochzeitsflüge; der Begattungserfolg ist dann jedoch geringer als bei nicht operierten Königinnen (R.A. MORSE et al. 1962). Beim Schwärmen allerdings scheinen die Mandibeldrüsen unerläßlich zu sein, da mandibeldrüsenlose Königinnen von den Arbeiterinnen nicht gefunden werden (H.H.W. VELTHUIS 1965).

Welche Drüsensekrete bei mandibeldrüsenlosen Königinnen wirksam sind, war bisher unbekannt. M. RENNER und M. BAUMANN (1964) und C.G. BUTLER (1971) äußerten die Vermutung, daß die Taschendrüsen das bislang unbekannte Pheromon liefern.

Die biologische Bedeutung des Sekretes der Taschendrüsen aufzuklären und zu untersuchen, ob und inwieweit es die Wirkung der Mandibeldrüsen-

pheromone ersetzen oder ergänzen kann, ist Thema dieser Arbeit. Dabei interessierten vor allem zwei Probleme: a) wirkt das Taschendrüsensekret anlockend auf Arbeiterinnen und b) spielt es eine Rolle beim Hochzeitsflug der Königin?

B. DIE MORPHOLOGIE DER TERGITTASCHENDRÜSEN

Nur die Königin besitzt Tergittaschendrüsen. Sie wurden von M. RENNER und M. BAUMANN erstmals beschrieben. Danach handelt es sich um große Komplexe subepidermaler Drüsenzellen, die unterhalb der rückwärtigen Bereiche der Abdominaltergite III - V liegen (Abb. 1). Der größte Teil der Drüsenzellen liegt in dem Spaltraum zwischen Tergit und jenem Teil der Intersegmentalhaut, der am Tergithinterrand beginnend ein kurzes Stück nach vorne zieht (Abb. 2). Die zum Teil recht langen Ausführgänge der Drüsenzellen durchqueren sowohl das Tergit wie auch (in geringerer Anzahl) die Intersegmentalhaut. Histologische Untersuchungen ergaben, daß bei frischgeschlüpften Königinnen die Drüsen noch nicht in Funktion sind (M. RENNER und M. BAUMANN 1964). Am mächtigsten sind sie bei jungen, begattungsbereiten Königinnen entwickelt. Auf der Tergitoberfläche sind dann an histologischen Schnitten zahlreiche Sekretprotuberanzen zu erkennen (Abb. 2). Nach dem Hochzeitsflug nimmt der Durchmesser der Drüsen zwar etwas ab, sie bleiben gleichwohl aber auch bei älteren Königinnen aktiv.

C. DIE WIRKUNG DES ABDOMINALEN LOCKSTOFFES AUF JUNGE ARBEITERINNEN

Die Königin ist im Bienenvolk meist von einem Kreis von jungen Arbeiterinnen umgeben, die sie mit den Antennen betrillern, ablecken, putzen und füttern. Für die Bildung dieses "Hofstaates" sind Pheromone verantwortlich, die von der Königin produziert werden (J. PAIN 1954). Eine wichtige Rolle spielt dabei das Sekret der Mandibeldrüsen oder zumindest Komponenten des Mandibeldrüsensekretes. Daß es daneben mindestens noch einen weiteren Lockstoff geben muß, bewiesen Versuche mit Königinnen, denen die Mandibeldrüsen operativ entfernt worden waren (N.E. GARY 1961b, H.H.W. VELTHUIS 1965, H.H.W. VELTHUIS u. J. VAN ES 1964).

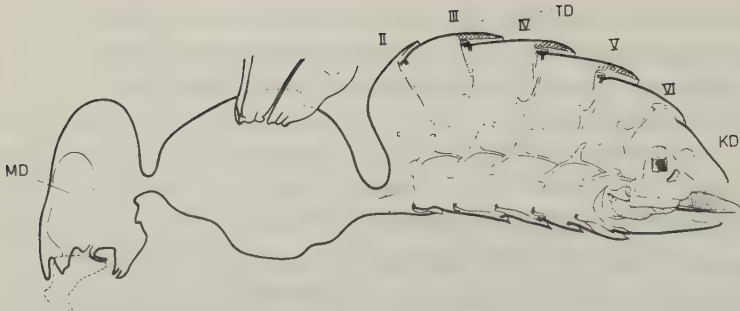


Abb. 1: Lage der verschiedenen Drüsen der Bienenkönigin: im Kopf die Mandibeldrüsen, unter den Tergiten III, IV, V die Taschendrüsen (das erste Abdominalsegment befindet sich bei den Hymenopteren im Brustabschnitt) und in der Stachelkammer die Koschewnikow'sche Drüse. (Nach M. RENNER aus v. FRISCH 1965); MD Mandibeldrüse, TD Tergittaschendrüse, KD Koschewnikow'sche Drüse

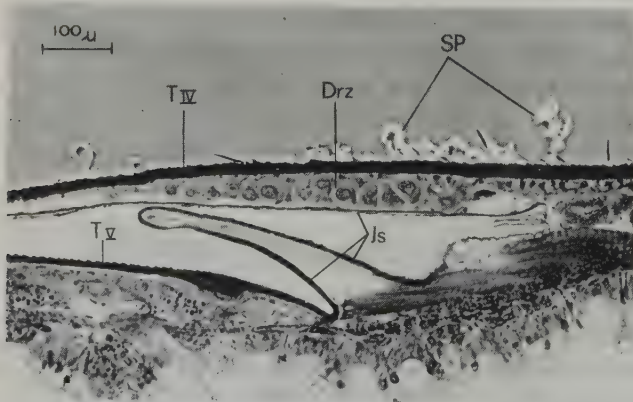


Abb. 2: Sagittalschnitt durch das Abdomen einer begattungsreifen, 4 Tage alten Bienenkönigin. Sichtbar sind: Das letzte Drittel von Tergit IV (T_{IV}), die Intersegmentalhaut IV/V (Is) und der Vorderrand von Tergit V (T_V). Drz Drüsenzellen, SP Sekretprouberanzen. (Aus M. RENNER u. M. BAUMANN 1964)

Auch sie sind noch attraktiv auf junge Arbeiterinnen. Ob und gegebenenfalls wie weit diese Attraktivität durch das Sekret der Tergittaschendrüsen bewirkt wird, kann nur dann festgestellt werden, wenn es gelingt, die Lockwirkung des Taschendrüsensekretes einerseits und die des Sekretes der Mandibeldrüsen andererseits vergleichend und gegeneinander zu testen. Ein derartiger Biotest ist außerdem die Voraussetzung für den Versuch, die Lockstoffe zu isolieren und schließlich chemisch zu analysieren.

I. Methode

Histologische Untersuchungen von J.O. NEDEL (1960) und biochemische Befunde von C.G. BUTLER und P.N. PATON (1962) sprechen dafür, daß die Mandibeldrüsen der Bienenkönigin in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen noch kein Sekret produzieren. Durch rechtzeitige operative Entfernung der noch sekretleeren Drüsen ist die Wirkung, die von ihrem Sekret ausgeht, völlig auszuschalten und damit die Möglichkeit zu einer Analyse der biologischen Bedeutung des Sekretes der ihrerseits nicht ausschaltbaren Tergittaschendrüsen gegeben. Die Operationen wurden an den mit Lachgas betäubten Königinnen nach der Methode von N.E. GARY (1961a) vorgenommen. Nach der Operation kamen die Königinnen bis zu ihrer Verwendung, einzeln in Schlüpfkäfige eingeschlossen, in weisellose Völker. Mit frischgeschlüpfen unoperierten Königinnen wurde entsprechend verfahren. Alle Tiere blieben unbegattet. Sie wurden im Alter von 10 bis 20 Tagen für die Untersuchungen verwendet. Das Abtöten erfolgt durch Tiefgefrieren bei -30° C.

Die Attraktivität unoperierter und operierter ganzer Königinnen sowohl als auch die von einzelnen Körperteilen solcher Königinnen wurde, ebenso wie die Attraktivität von Extrakten der Taschendrüsen, in einem Biotest mit Hilfe von 3 - 9 Tage alten, im Brutschrank geschlüpfen Arbeitsbienen ermittelt. Die frischgeschlüpfen Arbeiterinnen wurden täglich abgesammelt und kamen dann für zwei Tage zusammen mit einer ca. 2 - 3 Wochen alten unbegatteten Königin in einen Wärmeschrank. Am 3. Tag wurden jeweils 50 dieser jungen Arbeitsbienen in die Versuchskästchen (s. u.) gegeben. In den darauffolgenden 5 Tagen haben wir mit

diesen Versuchsgruppen die Tests durchgeführt. Die Arbeiterinnen waren also nie älter als 9 Tage.*

Kernstück der Versuchsanordnung war eine elektronische Waage (M. RENNER, T. HEINZELLER u. A. WACHINGER). Die Waagschale war auf dem Lastknopf eines maximal mit 5 p belastbaren weglosen Aufnehmers (Typ Q₁₁ der Fa. Hottinger Baldwin Meßtechnik) befestigt, der über einen Trägerfrequenz-Meßverstärker (Hottinger KWS/II-5) an einen Kompensationsschreiber (Servogor S) angeschlossen war (Abb. 3). Als Waagschale dienten auswechselbare Kunststoffplättchen von 4,9 cm Durchmesser.

Die rechteckigen, dreibeinigen, aus PVC gefertigten Versuchskästchen (Abb. 3 und 4) waren 14 cm lang, 8 cm tief und 8 cm hoch. Boden, Vorder- und Rückwand waren transparent, die Vorderwand war abnehmbar. In einem Schälchen war Futterteig (1 Teil Honig, 3 Teile Puderzucker), in einem Glasröhrchen Trinkwasser. Im Boden der Kästchen befand sich ein kreisrundes Loch, das mit einem Schieber verschlossen werden konnte.

Die Kästchen standen auf einer Hebebühne und waren so justiert, daß das Wägetellerchen genau in die kreisrunde Bodenöffnung paßte. Die Wägetellerchen wurden jeweils nur für einen Test verwendet und dann gegen neue ausgetauscht. Die gesamte Apparatur stand in einem Wärmeschrank (28° C). Beim Test wurde der Schieber, der die Bodenöffnung verschloß, entfernt, und durch Senken der Hebebühne Waagschale mit Testobjekt und Kästchenboden auf gleiches Niveau gebracht. In Abhängigkeit von der Attraktivität des auf der Waagschale angebrachten Testobjekts finden sich mehr oder weniger rasch und in unterschiedlicher Anzahl Arbeiterinnen auf dem Wägetellerchen ein (Abb. 5). Der Kompensationsschreiber (Vortrieb des Registrierpapiers: 600 mm/min) verzeichnete exakt die dadurch bedingte Gewichtsveränderung auf.

Jeder Test dauerte - soweit nicht anders angegeben - 17 min. Vor und nach jedem Test wurde zur Kontrolle je 17 min lang eine frischgeschlüpfte, durch Tiefgefrieren getötete Arbeiterin als Testobjekt an-

* Ältere Arbeiterinnen sind gegenüber jungen unbegatteten Königinnen aggressiv (T.J. SZABO u. G.F. TOWNSEND 1974) und daher für derartige Experimente nicht brauchbar.

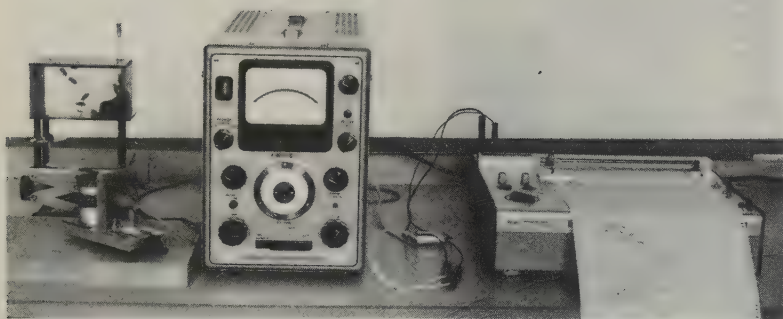


Abb. 3: Versuchsanordnung für die Wägetests: links das Versuchskästchen mit Bienen, davor die elektronische Waage; in der Mitte der Meßverstärker, rechts der Kompensationsschreiber



Abb. 4: Versuchskästchen für die Wägetests; die Bienen halten sich bevorzugt am Futterschälchen auf; links der Schieber, der das kreisrunde Loch im Boden verschließt. Im Vordergrund die elektronische Waage; auf der Waagschale ist eine Königin befestigt

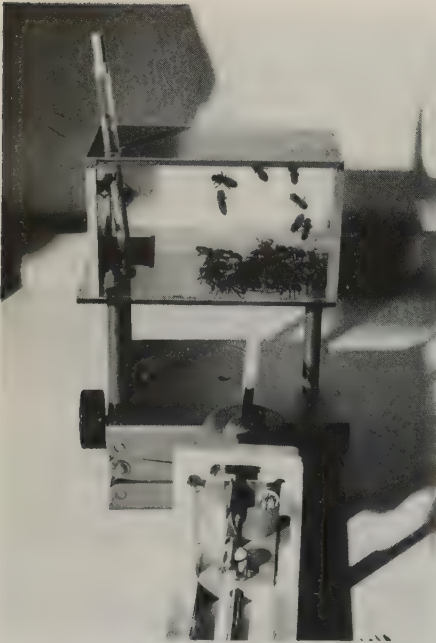


Abb. 5: Die Bienen haben sich um ein Testobjekt auf der Waagschale versammelt

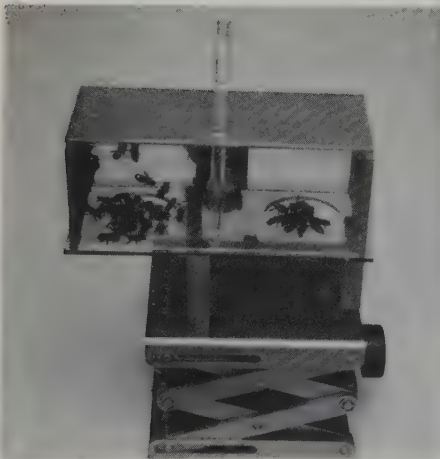


Abb. 6: Versuchskästchen für die "Simultanversuche". Links wurde eine Königin mit Mandibeldrüsen, rechts eine operierte Königin angeboten

geboten. Pro Tag wurden die Arbeiterinnen eines Kästchens zu nicht mehr als 4 Tests herangezogen. Da bei zu schneller Versuchsfolge die Reaktionsbereitschaft der Bienen nachläßt, wurden zwischen den Tests Pausen von 1 1/2 bis 2 Stunden eingelegt.

Die Kurven, die der Schreiber während der 17 min aufzeichnete, wurden auf Transparentpapier durchgezeichnet, ausgeschnitten und gewogen. Die Papiergewichte ergaben Maßzahlen für die Attraktivität der Testobjekte. Sie sind in den Tabellen (1, 2, 5, 6, 7, 8, 9) angegeben. Befand sich eine Arbeiterin während der ganzen Versuchszeit (17 min) auf dem Wägetellerchen, so betrug das Gewicht der ausgeschnittenen Kurve 0,170 g, waren 10 Bienen kontinuierlich beim Testobjekt, wog die Kurve 1,702 g.

In einem Teil der Versuche der ersten Versuchsserie wurde die relative Lockwirkung der Testobjekte simultan ("Simultan-Versuche", Tab. 3, 4) ermittelt. Am Boden der hier größeren Kästchen (18 x 8 x 8 cm) befanden sich zwei kreisrunde, durch Schieber verschließbare Öffnungen (Abb. 6). Beim Test wurden auf PVC-Tellerchen gleichzeitig zwei Objekte geboten. Als Maßzahlen für die Attraktivität diente die Anzahl der Bienen, die sich 15 min nach Versuchsbeginn um die Testobjekte eingefunden hatten.

Die Versuche wurden in den Monaten Mai bis August 1974 und 1975 durchgeführt. Die Reaktion der Arbeiterinnen erwies sich als von der Jahreszeit abhängig. Von Mai bis Anfang September reagieren die Bienen am stärksten auf die Attraktionspheromone der Königin. Im Herbst, wenn sich das Volk auf die Winterruhe einstellt, nimmt die Reaktionsbereitschaft merklich ab. - Weitere Angaben zur Methode finden sich bei der Schilderung der verschiedenen Tests.

II. Ergebnisse

1. Die relative Lockwirkung von Körperteilen von Königinnen mit und ohne Mandibeldrüsen

In einer ersten Versuchsserie (bestehend aus 5 Versuchsreihen; Tab. 1 - 5) sollte die Lockwirkung von isolierten Körperteilen von Köni-

ginnen mit (1. Versuchsreihe; Tab. 1) und von solchen ohne Mandibel-
drüsen (2. Versuchsreihe; Tab. 2) festgestellt und mit der Lockwirkung
von ganzen, unoperierten und operierten Königinnen verglichen werden.
Die Tiere wurden wie üblich durch Tiefgefrieren getötet. Jede dieser
Königinnen bzw. ihre Körperteile wurden jeweils in einer anderen Ar-
beiterinnengruppe auf ihre Attraktivität hin getestet. Geboten wurde
in unterschiedlicher Reihenfolge: Königin ganz, Kopf+Thorax, Kopf
allein und Abdomen.

a) Wägetest mit unoperierten Königinnen (W_1)⁺

Die von den getesteten Körperteilen bzw. Körperteilkombinationen un-

Bezeichnung der ♀	♀ ganz	Kopf-Thorax	Abdomen	Kopf	Kontrolle
K ₈ (28.6.)	3,440	3,736	3,622	3,058	0,131
K ₁₆ (29.6.)	3,157	3,713	2,753	2,173	0,081
K ₁₈ (6.7.)	3,297	2,753	2,169	2,216	0,152
K ₂₅ (7.7.)	2,628	2,896	2,448	2,353	0,154
K ₂₈ (7.7.)	2,724	2,163	2,337	2,894	0,271
K ₃₁ (7.7.)	2,321	2,234	2,178	1,955	0,118
K ₃₃ (7.7.)	2,530	2,114	2,221	2,200	0,254
K ₃₈ (13.7.)	3,217	2,945	3,527	2,630	0,064
K ₄₇ (12.7.)	4,285	4,179	3,957	3,520	0,447
Mittelwert	3,067	2,970	2,801	2,555	0,186
Standard- abweichung	0,598	0,757	0,707	0,511	0,120

Tabelle 1: Vergleich der Lockwirkungen der Körperteile von Königinnen
mit Mandibeldrüsen. Werte in Gramm Transparentpapier angegeben. Hohe
Attraktivität ergibt hohe Werte. Juni und Juli 1975

⁺ W: Wägetest; Index : Versuchsreihe

operierter Königinnen ausgehende Attraktivität erwies sich als erstaunlich uniform. Die Lockwirkungen von Kopf+Thorax einerseits und die des Abdomens andererseits lassen sich statistisch von der Lockwirkung ganzer Königinnen nicht absichern ($p > 0,05$). Lediglich die Attraktivität isolierter Köpfe ist (statistisch schwach absicherbar) geringer als die ganzer Königinnen ($p < 0,05$). Das ist bemerkenswert, da zu erwarten war, daß der Körperteil, der die Mandibeldrüsen birgt, die stärkste Attraktivität aufweist. Alle Lockwirkungen sind gegen die der Kontrollen hoch absicherbar ($p < 0,001$). Gesamt- und Einzelergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

b) Wägetest mit Königinnen, denen die Mandibeldrüsen entfernt worden waren (W_2)

Zur Feststellung der Attraktivität von Königinnen, denen die Mandibeldrüsen am Schlüpftag entfernt worden waren, wurden ihre Körper bzw. Körperteile in den selben Arbeiterinnenversuchsgruppen wie die nichtoperierten Tiere getestet (2. Versuchsreihe). Tabelle 2 bringt die Ergebnisse.

Die Unterschiede gegenüber den Ergebnissen der ersten Versuchsreihe sind eklatant. Das isolierte Abdomen ist weit wirksamer als der Kopf allein oder als das Kopf+Thorax-Präparat ($p < 0,01$); es ist ebenso anziehend wie die ganze operierte Königin (kein signifikanter Unterschied). Die Attraktivität aller Königinnenpräparate - auch die vom Kopf bzw. Kopf+Thorax - ist deutlich größer als die der Kontrollarbeiterinnen ($p < 0,001$).

Der Vergleich der Ergebnisse der ersten und der zweiten Versuchsreihe erweist, daß Königinnen mit Mandibeldrüsen attraktiver sind als Königinnen, denen die Mandibeldrüsen am ersten Imaginaltag entfernt worden waren ($p < 0,05$). Besonders auffällig ist diese unterschiedliche Lockwirkung bei den Kopf+Thorax-Präparaten ($p < 0,001$) und bei den isolierten Köpfen ($p < 0,001$), während sich die Wirkung der Abdomina nur gering und statistisch nicht absicherbar ($p > 0,05$) unterscheiden.

Was besagen diese Versuchsergebnisse? Die Bienenkönigin verfügt, wenigstens der Herkunft nach, über zwei auf junge Arbeiterinnen wirksame Lockstoffe: Neben den im Kopf gelegenen Mandibeldrüsen gibt es eine

Bezeichnung der ♀	♀ ganz	Kopf+Thorax	Abdomen	Kopf	Kontrolle
K ₂₃ (1.7.)	3,450	1,147	3,165	1,395	0,281
K ₂₆ (1.7.)	2,177	1,488	1,620	1,143	0,085
K ₂₇ (8.7.)	1,746	0,931	2,018	0,449	0,146
K ₂₉ (8.7.)	2,480	1,282	2,517	1,113	0,320
K ₃₂ (8.7.)	1,820	1,415	1,737	0,441	0,149
K ₃₄ (12.7.)	3,383	1,948	2,407	1,295	0,344
K ₃₅ (10.7.)	2,693	1,946	2,362	0,943	0,302
K ₃₆ (10.7.)	2,550	1,850	2,507	1,017	0,117
K ₃₉ (12.7.)	2,840	1,871	2,500	1,078	0,157
K ₄₀ (13.7.)	2,500	2,119	2,776	1,178	0,236
Mittelwert	2,564	1,600	2,361	1,005	0,214
Standard- abweichung	0,571	0,401	0,464	0,322	0,094

Tabelle 2: Vergleich der Lockwirkungen der Körperteile von Königinnen ohne Mandibeldrüsen. Werte in Gramm Transparentpapier angegeben. Juni und Juli 1975

weitere abdominale Lockstoffquelle. Die Wirksamkeit beider ist, wenn sie mit den Körperteilen, in denen sie lokalisiert sind, getrennt voneinander geboten und getestet werden, nahezu identisch. Beide Wirkstoffe gelangen zweifelsohne auch auf den Thorax, da das Kopf+Thorax-Präparat in jedem Fall wirksamer ist als der Königinnenkopf allein. Die isolierten Abdomina sind (fast) ebenso attraktiv wie die ganzen mandibeldrüsenlosen bzw. ganzen nichtoperierten Königinnen, von denen sie stammen. Das Fehlen des Mandibeldrüsensekretes hat jedoch ganz allgemein eine verminderte Attraktivität zur Folge. Am stärksten verringert sich dabei die Lockwirkung des Kopfes, geringer die des Kopf+Thorax-Präparates,

am geringsten die der ganzen Tiere und die der Abdomina. Da der Thorax über keine eigene Pheromonquelle verfügt⁺, ist der Schluß zwingend, daß die von ihm ausgehende Lockwirkung auf mandibularen und abdominalen Attraktionssekreten beruht, die auf seiner Oberfläche verschmiert sind.

Die im Vergleich zu ganzen unoperierten Königinnen geringere Lockwirkung ganzer mandibeldrüsenloser Königinnen kann zwanglos auf das Fehlen des Mandibeldrüsensekretes zurückgeführt werden. Aber auch die Abdomina operierter Königinnen locken weniger als diejenigen unoperierter Tiere. Es bietet sich folgende Erklärung an: Das Mandibeldrüsensekret - das haben Versuche verschiedener Autoren schon früher gezeigt (C.G. BUTLER et al. 1974) - wird über den ganzen Körper verteilt. Am Abdomen, so scheint es nun, addiert sich seine Wirkung zu der des abdominalen Agens. Nur beide zusammen ergeben maximale Wirksamkeit. Der Unterschied ist sehr gering, wenn man, wie es bei diesen Versuchen geschah, die Testobjekte nacheinander und nicht simultan bietet. - Daß es sich bei dem abdominalen Lockstoff um das Sekret der Tergittaschendrüsen handelt, ist wahrscheinlich, nach den bisherigen Ergebnissen jedoch nicht bewiesen.

c) Simultan-Tests mit unversehrten und mit mandibeldrüsenlosen Königinnen (Si_1 und Si_2)⁺⁺

Königinnen ohne Mandibeldrüsen sind - den Ergebnissen der Wägetests (die sukzessiv durchgeführt wurden) zufolge - nur verhältnismäßig geringfügig weniger attraktiv als unversehrte Königinnen. Nach unseren Versuchen betrug ihre Attraktivität 84 % der Lockwirkung von unoperierten Tieren. Dieses Ergebnis weicht nicht unerheblich von dem ab, was anderen Autoren fanden (N.E. GARY 1961b; R.A. MORSE and N.E. GARY

⁺ Am Thorax der Bienenkönigin wurden bisher außer vereinzelt Leydigischen Zellen keinerlei Drüsen gefunden (F. HESELHAUS 1922).

⁺⁺ Si : Simultantest; Index : Versuchsreihe

1963; C. ZMARLICKI and R.A. MORSE 1964 und C.G. BUTLER et al. 1973). Danach beträgt die Lockwirkung mandibeldrüsenloser Königinnen nur 15 % (N.E. GARY 1961b) bzw. 53 % (C.G. BUTLER et al. 1973) unversehrter Königinnen.

Es ist denkbar, daß die unterschiedlichen Befunde methodisch bedingt sind. Alle oben genannten Autoren führten Simultantests durch: Die Königinnen - jeweils mehrere unversehrte und gleichviele mandibel-drüsenlose - wurden gleichzeitig in Drahtkäfigen (von 1,0 bzw. 3 mm Maschenweite) eingeschlossen, in weiselrichtige Bienenvölker eingehängt. Nach 10 min nahm man sie vorsichtig heraus, und zählte die Anzahl der Arbeiterinnen, die sich an den Käfigen festhielten.

Es ist verständlich, daß sich Differenzen der Lockwirkung unter diesen Bedingungen stärker bemerkbar machen, als es der Fall ist, wenn man zwei an sich sehr attraktiv, in ihrer Lockkraft jedoch voneinander abweichende Objekte, den Empfängern hintereinander anbietet.

Es darf in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben, daß die Methode, die die oben genannten Autoren anwendeten, für einen Test dieser Art denkbar ungeeignet ist. Die Anzahl der Parameter, die das Ergebnis beeinflussen können, ist in einem Bienenvolk groß. Vor allem aber ist zu bedenken, daß in weiselrichtigen Völkern, fremde, auch überzählig geschlüpfte Königinnen in der Regel auf die Arbeiterinnen nicht attraktiv wirken, sondern im Gegenteil, von ihnen angegriffen, getötet und aus dem Stock gezerrt werden. Das Ansammeln der Arbeiterinnen an den Gitterkäfigen kann seine Ursache also auch in einem aggressiven Verhalten haben, das vielleicht von anderen Stoffen ausgelöst wird. Nur wenn die vorhandene Königin krank oder zu alt ist, wird die neue angenommen.

Ich habe, obwohl die Differenzen zwischen meinen und den Ergebnissen der oben genannten Autoren erklärbar sind, ebenfalls Simultan-Versuche durchgeführt. Das Verhalten der jungen Arbeitsbienen bei gleichzeitigem Anbieten der zu testenden Körperteile und Drüsen interessierte ja an sich. Selbstverständlich sollte die Methode einwandfrei und die Anzahl der zu beachtenden Parameter überschaubar sein. Ich habe darum

die Testobjekte nicht in Bienenenvölkern eingehängt, sondern nebeneinander und gleichzeitig in Kästchen, in denen sich Jungbienen befanden, gehängt (s. S. 9).

Kopf+Thorax ♀ mit M.	Kopf+Thorax ♀ ohne M.	♀ mit M.	♀ ohne M.	Abdomen ♀ mit M.	Abdomen ♀ ohne M.
25	19	20	12	25	7
20	5	14	15	20	15
18	11	20	8	25	16
25	9	28	14	22	18
25	2	28	18	22	14
		25	9		
		27	18		
$\bar{x} = 22,66$	7,40	$\bar{x} = 23,14$	13,83	$\bar{x} = 22,80$	14,40
s = 3,36	3,78	s = 5,30	3,99	s = 2,17	4,51
n = 5	5	n = 7	7	n = 5	5

Tabelle 3: Die Lockwirkung von ganzen bzw. von Körperteilen von mandibeldrüsenlosen Königinnen einerseits und von unversehrten Königinnen andererseits im Simultantest (Si₁) - s. S. 9 -. Angegeben ist die Zahl der Arbeiterinnen, die sich 15 min nach Einbringen um die Testobjekte gesammelt hatten. M = Mandibeldrüse. August 1975

Die Ergebnisse (Tab. 3) machen deutlich, daß sich beim simultanen Vergleich von ganzen Königinnen mit Mandibeldrüsen und Königinnen ohne Mandibeldrüsen die unterschiedlichen Lockwirkungen tatsächlich bedeutend stärker bemerkbar machen (Abb. 6). Die Attraktivität mandibeldrüsenloser ganzer Königinnen betrug im Durchschnitt nur 58 % der Lockkraft unversehrter Königinnen ($p < 0,001$), gegenüber 84 % im Sukzessiv-Vergleich.

Das Kopf+Thorax-Präparat mandibeldrüsenloser Königinnen hatte im Sukzessivtest 54 % der Attraktivität des Kopf+Thorax-Präparates unversehrter Königinnen, hier, im Simultanvergleich beträgt sie nur 33 % ($p < 0,001$). Die

hohe Differenz ist einleuchtend, da der Thorax (wie betont) über keine eigenen Pheromondrüsen verfügt und daher, selbst wenn man annimmt, daß auf seiner Oberfläche abdominales Lockagens verschmiert ist, mit einem Mandibeldrüsen enthaltenden Präparat nicht konkurrieren kann. Daß ein - nicht geringer - Rest von Attraktivität auch unter diesen Bedingungen bleibt, kann andererseits nur dadurch erklärt werden, daß auf Kopf und Thorax des mandibeldrüsenlosen Präparates sich ein weiterer Lockstoff befand, der vom Abdomen stammen mußte.

Die Abdomina mandibeldrüsenloser Königinnen hatten im Simultantest immerhin noch 63 % der Lockkraft der Abdomina, die von unversehrten Königinnen stammten (gegenüber 84 % im Sukzessiv- oder Wägetest). Dieses Ergebnis zeigt erneut, daß vom Abdomen unzweifelhaft eine nicht unerhebliche Lockwirkung ausgeht. Sie ist geringer oder wenigstens anders (s. S. 13) als die des Mandibeldrüsensekretes und besonders wirksam, wenn zu seiner Wirkung sich die der Mandibeldrüsen addiert, denn die stärkere Attraktivität der Abdomina, die von unversehrten Königinnen stammten, kann nur dadurch erklärt werden, daß sich auf ihrer Oberfläche verschmiertes Mandibeldrüsensekret befand.

Die starke Lockwirkung des abdominalen Agens erhellen zwei weitere Simultantests (Si_2), bei denen Kopf+Thorax gegen Abdomen jeweils von unversehrten und von mandibeldrüsenlosen Königinnen getestet wurden (Tab. 4). Kopf+Thoraces mandibeldrüsenloser Königinnen können kaum gegen deren Abdomina konkurrieren. Nur 25 % der Arbeiterinnen fanden sich bei den beiden vorderen Körperteilen ein, während sich 75 % für die Abdomina interessierten, d.h. die Lockwirkung des Abdomens ist unter diesen Bedingungen genau dreimal so stark als die von Thorax u. Abdomen.

Testet man die entsprechenden Körperteile von Königinnen, denen die Mandibeldrüsen belassen worden waren gegeneinander, so verschiebt sich die Verteilung der jungen Arbeiterinnen zwar zugunsten von Kopf+Thorax, aber doch nicht so stark, daß dem die Mandibeldrüsen enthaltendem Präparat sich mehr Arbeiterinnen zugewendet hätten als dem Abdomen: Das Verteilungsverhältnis betrug ziemlich genau 1 : 1 (Tab. 4).

♀ ohne Mandibeldrüsen		♀ mit Mandibeldrüsen	
Kopf+Thorax	Abdomen	Kopf+Thorax	Abdomen
4	25	28	15
8	14	20	14
8	12	25	17
5	14	7	20
3	20	12	20
2	20	17	15
6	20	15	25
12	25	13	18
6	11		
3	10		
$\bar{x}$ =	5,70	$\bar{x}$ =	17,13
s =	3,02	s =	6,96
n =	10,00	n =	8,00

Tabelle 4: Simultaner Vergleich der Lockwirkungen von Kopf+Thorax einerseits und Abdomen andererseits bei Königinnen mit und ohne Mandibeldrüsen. Angegeben sind die Anzahlen der Arbeiterinnen, die sich nach 15 min am jeweiligen Testobjekt versammelt hatten, s. S. 9. August 1975

d) Fern- und Nahwirkung des mandibularen und abdominalen Lockstoffes im Wägetest (W_3)

Bei fast allen bisher beschriebenen Versuchen fiel auf, daß die jungen Arbeiterinnen immer Fühlerkontakt zu den Königinnen suchten; sie sitzen, zur Ruhe gekommen, meist so nahe bei ihr, daß sie sie mit den Antennenspitzen berühren konnten (Abb. 5). Oft klettern sie übereinander, um - so hat es den Anschein - den rechten Fühlerlängen-Abstand einhalten zu können.⁺ Dieses Verhalten ist gegenüber mandibeldrüsenlosen Königinnen besonders ausgeprägt. Der Schluß, daß bei der Wahrnehmung der Königin Kontaktchemorezeption eine Rolle spielt, lag nahe. Welche, sollte durch folgenden Sukzessiv-Versuch

⁺ Ähnliches kann man auch im Stock beobachten. Die Arbeiterinnen des Hofstaates befinden sich, wenn sie sie nicht gerade belecken, auch immer auf Fühlerabstand von der Königin.

in Erfahrung gebracht werden: Junge, lebende Königinnen mit und solche ohne Mandibeldrüsen wurden in Kunststoffzylinder (Höhe 20 mm, Durchmesser 26 mm, Wanddicke 1 mm) gesperret, deren Wand von zahlreichen Löchern ($\varnothing$ 1,3 mm) durchbohrt war, und kamen dann mitsamt den Käfigen auf die Schalen der elektronischen Waage in die Versuchskästchen. Die Löcher in den Zylindern waren so bemessen, daß es den jungen Arbeiterinnen nicht möglich war, taktilen Kontakt mit den Königinnen aufzunehmen. Wenn sie sie wahrnehmen konnten, so war dies (die Versuchskästchen standen auch hier im dunklen Thermostat) nur olfaktorisch möglich. Nun mußte es sich zeigen, ob einer der beiden Attraktivstoffe - genauer, ob der abdominale Lockstoff, denn vom Mandibeldrüsensekret war es nach den bisherigen Kenntnissen nicht zu erwarten - nur kontaktchemorezeptorisch wahrgenommen wird. Es wurde 15 min lang gemessen, die Kurven wie üblich (s. S. 9) ausgeschnitten und gewogen. Tabelle 5 bringt die Ergebnisse.

	mit Mandibeldrüsen	ohne Mandibeldrüsen
	2,296	0,249
	3,079	0,255
	2,590	0,083
	2,677	0,137
	2,718	0,146
Mittelwert:	2,672	0,174
Standardabweichung:	0,281	0,075

Tabelle 5: Die Attraktivität von Königinnen mit und ohne Mandibeldrüsen, wenn die Arbeiterinnen die Königin mit den Fühlerspitzen nicht berühren können. Juli 1975

Königinnen mit Mandibeldrüsen sind also für junge Arbeiterinnen auch dann attraktiv, wenn sie keinen direkten, keinen Fühlerkontakt mit ihnen aufnehmen können; die Arbeiterinnen versammelten sich bei ihnen und saßen ruhig um und auf den Käfigen. Die mandibeldrüsenlosen Königinnen jedoch wurden kaum beachtet; die "Konkurrenz" war mehr als 15 mal so attraktiv.

Es ist nach dem Ergebnis dieser Versuche offensichtlich, daß dem hier wirksamen Teil des Mandibeldrüsensekretes (wenigstens beschränkte) Fernwirkung zukommt, während das abdominale Agens nur über kürzeste Strecken, vielleicht nur über Kontaktchemorezeption seine Wirkung entfalten kann.

Daß das Mandibeldrüsensekret über größere Distanzen wirksamer ist als das abdominale Agens, wurde auch durch den Verlauf der Wägekurven (W_1 u. W_2) deutlich: Die jungen Arbeiterinnen versammelten sich bei den Königinnen mit Mandibeldrüsen statistisch sicherbar ($p < 0,05$) rascher als bei den mandibeldrüsenlosen Königinnen.⁺

2. Handelt es sich bei dem abdominalen Lockstoff um das Sekret der Tergittaschendrüsen?

Die bisher geschilderten Versuche haben gezeigt, daß die Bienenkönigin über zwei Pheromone verfügt, die auf junge Arbeiterinnen wirken: Neben dem Mandibeldrüsensekret ist ein weiteres - abdominales - Pheromon wirksam. Es ist naheliegend anzunehmen, daß es von den Tergittaschendrüsen produziert wird. Der Nachweis der Richtigkeit dieser Annahme ist noch zu erbringen. Leider lassen sich die Tergittaschendrüsen weder operativ (wie die Mandibeldrüsen) noch sonstwie (etwa durch Überlacken der Ausführgänge⁺⁺) an der lebenden Königin

⁺ Als Maß für die Versammlungsgeschwindigkeit diente die Steilheit des Anstiegs der Wägekurven. Der tan des Anstiegswinkels betrug bei den Versuchen mit unversehrten Königinnen im Mittel $4,5 \pm 1,62$ ($n = 9$) gegen $3,25 \pm 1,04$ ($n = 10$) bei den mandibeldrüsenlosen Königinnen.

⁺⁺ Königinnen, denen die Tergite III bis V überlackt worden waren, starben innerhalb von 24 Stunden.

ausschalten. Ihre Wirkung läßt sich von der anderer Phänomene nur durch Isolation und Extraktion untersuchen.

a) Die Wirkung (unvollkommen) isolierter Tergittaschendrüsen
(Versuchsserie 2)

Man kann zwar nicht die gesamten Terschendrösen-Komplexe isolieren, aber die Tergite, unter denen sie sitzen, und auf denen sie ausströmen, sind mitsamt den Drüsen präparativ ohne Komplikation vom Abdomen abzutrennen. Bei der nächsten Versuchsserie (Nr. 3) wurde die Lockwirkung derartiger Tergitstreifen getestet. Es wurde folgendermaßen verfahren: Im Wägetest habe ich zunächst die Attraktivität

Bezeichnung der K.	K. ganz (ohne M.)	Kopf+Thorax (ohne M.)	Tergit (ohne M.)	Tergit (mit M.)	Kontrollen
K ₆₆ (16.7.)	3,847	3,135	3,790	3,616	0,357
K ₈₈ (6.8.)	3,675	2,513	3,515	3,046	0,220
K ₉₀ (6.8.)	2,935	2,145	3,112	2,300	0,370
K ₉₁ (6.8.)	3,267	2,295	3,497	3,319	0,052
K ₉₂ (6.8.)	2,934	2,423	3,547	4,068	0,678
K ₉₄ (15.8.)	1,958	0,447	1,755	2,620	0,169
K ₉₅ (17.8.)	2,287	1,542	2,100	3,104	0,354
K ₉₆ (17.8.)	2,096	1,547	1,829	2,682	0,232
K ₉₇ (15.8.)	2,600	1,620	2,280	2,767	0,164
Mittelwert	2,544	1,993	2,806	3,000	0,255
Standard- abweichung	0,671	0,774	0,823	0,864	0,181

Tabelle 8: Vergleich der Lockwirkung von ganzen Königinnen (ohne Mandibeldrüsen), mit a) Kopf+Thorax-Präparaten und b) Tergitstreifen jeweils der selben Königin. Außerdem wurden - neben den Kontrollen - Tergitstreifen getestet, die von Königinnen mit Mandibeldrüsen stammten. M = Mandibeldrüsen. Werte in Gramm Transparenzpapier; s. S. 9. Juli und August 1975

The above information was obtained from the records of the Bureau of the Census, U. S. Department of Commerce, Bureau of Economic Analysis, and is being furnished to you for your information. The above information was obtained from the records of the Bureau of the Census, U. S. Department of Commerce, Bureau of Economic Analysis, and is being furnished to you for your information.

[illegible]

1. 1940 年 10 月 1 日 至 1941 年 9 月 30 日 止 共 365 天
2. 1942 年 10 月 1 日 至 1943 年 9 月 30 日 止 共 365 天

wobei, daß der unvollständige Vergleich des Tauschverhältnisses ausreichte,
 um aufgrund des hohen geschätzten Wertes eines Korns zu zweifeln.
 Nachher, als ich den Eindruck des ersten Satzes über mich kam, daß er
 nicht ohne Grund nicht von Künftigen befragt auf. Es muß (z. B. 10.
 angenommen werden, daß auf der Marktfläche veranschlagte Tauschverhältnis
 wegen der stark einkaufenden Konkurrenz ist. Die Höhe der Marktfläche
 von Künftigen dürfte sich aus der Vergleichbarkeit ergeben. Die
 einkaufende Konkurrenz des Einkäufers wird vermehrt auf veranschlagte Ver-
 gabe Marktfläche, die meisten zum Einkauf vertrieben aufgeführt werden. Bei-
 spielsweise: Die Einkäuferzahl ist in der Vergleichbarkeit in der
 Einkäuferzahl, in der Kaufkraftzahl und in der Einkäuferzahl.
 wenn, wenn Einkäuferzahl über die Marktfläche veranschlagt. Wenn es
 möglich, den Einkäufer zu veranschlagen, müßte - wenn andere Einkäufer
 Einkäuferzahl - Vergleichbarkeit Einkäuferzahl Einkäuferzahl Einkäuferzahl
 Einkäuferzahl Einkäuferzahl Einkäuferzahl.

Verweise auf die, das die Transparenzgesetze in diesen Fällen
ist. Die das Transparenz Gesetze werden in der Regel nicht in 10 - 20
Jahre zu den, das die Transparenz Gesetze in 10 Jahren die diese

lang bei 4° C extrahiert. Mit den Kopf+Thorax-Präparaten dieser Tiere wurden ebenso verfahren. Zum Test wurden 0,300 ml des Äthanolextraktes (also etwa das halbe Äquivalent einer Königin) jeweils auf eine tote Arbeiterin aufgebracht; nach Verdampfen des Alkohols wurde die Attraktivität der Präparate wie üblich (s. S. 6) festgestellt.

Die Unterschiede der Attraktivität sind hier wesentlich ausgeprägter (Tab. 7) als beim Vergleich der Lockwirkung der Tergitstreifen einerseits und die der Kopf+Thorax-Präparate andererseits ($p < 0,001$). Das spricht dafür, daß für die Attraktivität beide Male tatsächlich das Taschendrüsensekret verantwortlich ist.⁺

Tergitextrakt	Extrakt von Kopf+Thorax
2,068	0,347
1,980	0,876
1,692	0,162
1,364	0,246
1,082	0,258
$\bar{x} = 1,637$	$\bar{x} = 0,378$
$s = 0,415$	$s = 0,286$
$n = 5$	$n = 5$

Tabelle 7: Vergleich der Lockwirkungen der äthanolischen Extrakte aus Kopf+Thorax und jenen aus Tergitstreifen (mit den Taschendrüsens); beide Male von Königinnen ohne Mandibeldrüsen. Konzentration jeweils 1/2 Äquivalent einer Königin. Werte in Gramm Transparentpapier, s. S. 9. August 1975

c) Die relative Lockwirkung von Äthanolextrakten aus Mandibeldrüsen, Tergittaschendrüsens und aus Koschewnikow'schen Drüsens.

Nach C.G. BUTLER u. J. SIMPSON (1965) wirkt das Sekret der

⁺ Das Verhalten der Jungbienen der mit Tergitstreifenextrakt benetzten toten Arbeiterin gegenüber, entsprach genau dem Verhalten, das ganzen Königinnen oder ganzen Abdomina gegenüber gezeigt wurde.

Koschewnikow'schen Drüse, die bei der Königin sowohl als auch bei der Bienenarbeiterin in der Stachelkammer im Bereich der Gelenkhaut zwischen der Stigmenplatte (Tergit VIII) und Quadratplatte (Tergit IX) zu finden ist (Abb. 1), attraktiv auf Arbeiterinnen. Die Wirkung des Sekretes dieser Drüse war - in einer weiteren Versuchsreihe - gegen die Attraktivität von Mandibel- und von Taschendrüsentrakten abzugrenzen. In ihrer Wirkung verglichen, wurden äthanolische Extrakte aus jeweils 10 Mandibeldrüsen, Tergitstreifen und freipräparierten Koschewnikow'schen Drüsen.⁺ Es wurde immer das Äquivalent einer Königin auf eine tote Arbeiterin gebracht, und nach dem Verdampfen des Alkohols getestet.

Ergebnis (s. Tabelle 8): Die Extrakte aus Mandibeldrüsen und die aus den Taschendrüsen wirken gleichartig und viel stärker anlockend als die Extrakte aus den Koschewnikow'schen Drüsen. Deren Attrakti-

Taschendrüsentrakt	Mandibeldrüsenextrakt	Extrakt v. Koschewnikow'sche Drüse	Kontrolle
2,804	2,388	0,516	0,114
3,577	3,868	0,533	0,223
2,221	3,715	0,567	0,286
2,227	2,158	0,760	0,262
1,790	1,982	0,460	0,180
2,338	2,200	0,904	0,241
2,714	2,144		0,302
$\bar{x} = 2,524$	$\bar{x} = 2,636$	$\bar{x} = 0,623$	$\bar{x} = 0,230$
$s = 0,574$	$s = 0,799$	$s = 0,171$	$s = 0,065$
$n = 7$	$n = 7$	$n = 6$	$n = 7$

Tabelle 8: Vergleich der Wirkungen äthanolischer Extrakte aus Taschendrüsen, aus Koschewnikow'schen Drüsen (beide Male von Königinnen ohne Mandibeldrüsen) und aus Mandibeldrüsen. Es wurde jeweils das Äquivalent einer Königin einer toten Arbeiterin aufgeträufelt. Kontrolle: Die Arbeiterin wurde jeweils nur mit der entsprechenden Menge reinen Alkohols behandelt. August 1975

⁺ Extrahiert wurde 7 Tage bei 4° C in jeweils 5 ml Äthanol

vität war gleichwohl statistisch sicherbar höher als die der Kontrollen ($p < 0,01$). Die Befunde von C.G. BUTLER und J. SIMPSON (1965) konnten somit bestätigt werden: Auch das Sekret der Koschewnikow'schen Drüse wirkt attraktiv auf (junge) Arbeiterinnen. Mandibeldrüsenextrakte sowohl als auch die Auszüge aus den Taschendrüsen haben jedoch eine erheblich stärkere Lockwirkung ($p < 0,01$).

3. Die Zunahme der Attraktivität bei frischgeschlüpften Königinnen ohne Mandibeldrüsen

Es ist bekannt, daß Königinnen erst vom zweiten bis dritten Lebenstag an von den Arbeiterinnen beachtet werden (J. PAIN 1961). Man führt das darauf zurück, daß die Mandibeldrüsen erst um diese Zeit beginnen, Sekret zu produzieren (C.G. BUTLER und P.N. PATON 1962). Im Zusammenhang mit den vorliegenden Untersuchungen interessierte die Frage, wann Königinnen, denen kurz nach dem Schlüpfen die Mandibeldrüsen entfernt wurden, Arbeiterinnen gegenüber eine Attraktivität entwickeln, und außerdem, ob eine gegebenenfalls vorhandene Attrak-

Bezeichnung der ♀	Attraktivität der Königin						Vergleichswerte	
	27.7. vorm.	27.7. nachm.	28.7.	29.7.	30.7.	1.8.	♀ 9 Tage alt	♀ 20 Tage alt
K ₁₀₂	0,078	0,100	0,088	1,740	2,822	2,537	1,391	2,542
K ₁₀₃	0,047	0,045	0,230	0,290	0,105	0,322	2,152	
K ₁₀₄	0,070	0,115	0,185	0,771	1,285	1,458	2,011	2,207
K ₁₀₅	0,052	0,466	0,250	0,962	1,718	2,14	1,718	1,520
K ₁₀₆	0,191	0,531	0,716	1,383	2,258	2,000	1,771	1,871
K ₁₀₇	0,909	1,067	1,079	1,786	2,639	1,973	2,018	1,600
K ₁₀₈	0,395	0,648	1,699	1,737	1,963	1,868	1,825	
K ₁₀₉	0,166	0,271	0,08	1,045	1,647	1,807	2,023	1,443

Tabelle 9: Abhängigkeit der Attraktivität junger Königinnen ohne Mandibeldrüsen vom Schlüpfalter. Werte in Gramm Transparentpapier. Juli 1975

tivitätszunahme mit histologischen Befunden an den Tergittaschendrüsen übereinstimmen.

Es wurde folgendermaßen verfahren: Zehn Königinnen wurden ein bis drei Stunden nach dem Schlüpfen die Mandibeldrüsen operativ entfernt.⁺ Noch am selben Tag haben wir die Tiere zweimal, in den folgenden fünf Tagen jeweils viermal auf ihre Attraktivität gegenüber Arbeiterinnen getestet. Sie wurden dazu lebend mittels einer Drahtschlinge, die sie zwischen Thorax und Abdomen umfaßte, auf den Wägeschälchen befestigt. Zwischen den Tests wurden die Königinnen zusammen mit je 80 Arbeiterinnen im Wärmeschränk in kleinen Käfigen gehalten. - Zum Vergleich wurden am ersten und am zweiten Versuchstag zwei ältere (9 und 20 Tage) mandibeldrüsenlose Königinnen getestet.

Frischgeschlüpfte Königinnen weisen keine (6 von 8 Tieren) oder nur eine geringe Attraktivität (K_{107} , K_{108}) auf. Bei allen Tieren nahm die Lockwirkung im Verlauf der Versuchstage zu, deutlich und bis zur vollen Höhe bei 7 der 8 Königinnen, nur außerordentlich geringfügig bei K_{103} . Die volle Attraktivität wird innerhalb von 3 bis 4 Tagen erreicht, die Ausschüttung des Pheromons beginnt sicher schon am 2. Lebenstag.

Diese Resultate stimmen gut mit den histologischen Befunden von M. RENNER und M. BAUMANN (1964) überein, wonach bei frischgeschlüpferten Königinnen die Drüsenzellen und deren Zellkerne klein sind und eine Sekretabgabe nicht beobachtet werden kann, ganz im Gegensatz zu den Verhältnissen bei einem 4 Tage alten Tier, bei dem Zellen und Kerne ihre endgültige Größe erreicht haben und außerdem eine deutliche Sekretabgabe festgestellt werden konnte (Abb. 2).

⁺ Alle Königinnen schlüpften am 27. Juli 1975 zwischen 6 und 10 Uhr. Die ersten Tests wurden noch am selben Vormittag durchgeführt. Zwei Königinnen starben während der Versuche.

4. Untersuchungen zur Chemie der Attraktionspheromone der Tergit-taschendrüsen

Mit Hilfe des von uns entwickelten Biotests kann auch die chemische Aufarbeitung des Taschendrüsensekretes vorangetrieben werden. Einige Vorversuche brachten folgende Ergebnisse:

- a) Das Taschendrüsensekret läßt sich von den Tergitstreifen gut mit Äthanol lösen, mäßig mit Diäthyläther und überhaupt nicht mit Hexan. Dies deutet darauf hin, daß es sich um polare Stoffe handelt.
- b) Das Taschendrüsensekret ist mäßig flüchtig. Eine tote Arbeiterin, die mit äthanolischen Taschendrüsensextrakt beduftet und bei Zimmertemperatur aufbewahrt wurde, war nach drei Tagen noch für Arbeitsbienen attraktiv; erst nach 5 Tagen wurde sie nicht mehr beachtet.
- c) Man kann auch noch mit einem auf das 80- bis 100-fache verdünnten Tergitdrüsensextrakt eine, dann allerdings sehr schwache, Reaktion bei den Arbeiterinnen auslösen.

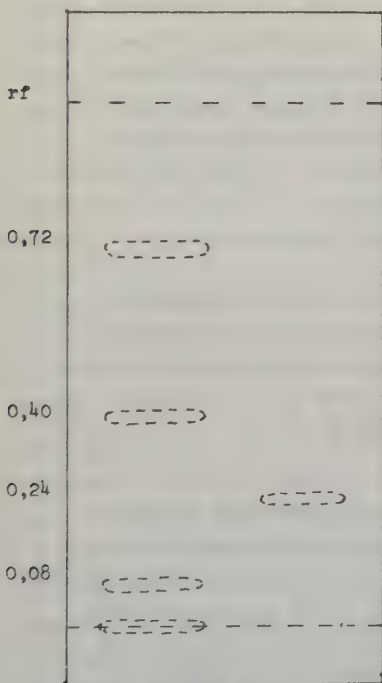
Für die chemische Aufarbeitung des äthanolischen Rohextraktes von 50 Tergitstreifen trennte ich ihn in Neutralstoffe, schwache und starke Säuren auf. Der Extrakt wurde im Rotationsverdampfer zur Trockne eingeengt und wieder mit Diäthyläther aufgenommen. Der Ätherextrakt wird anschließend mit wässriger 0,1 - n NaOH ausgeschüttelt. In die wässrige Phase gehen all die Stoffe, die mit NaOH Salze bilden, also die Säuren, über; im Diäthyläther bleiben die Neutralanteile. Beide Phasen werden mit Hilfe eines Schütteltrichters voneinander getrennt.

In die wässrige Phase wird CO_2 eingeleitet, bis der pH konstant bei etwa 8 bleibt (aus $\text{NaOH} + \text{CO}_2$ hat sich NaHCO_3 gebildet, das etwa einen pH von 8 besitzt). Wiederum wird mit Diäthyläther ausgeschüttelt, wobei die schwachen Säuren, die bei diesem pH nicht mehr als Salze vorliegen, in die Ätherphase gehen. Die starken Säuren bleiben als Salze in der wässrigen Phase. Diese wird schließlich mit 3 % Schwefelsäure auf pH 1 angesäuert, wobei die starken Säuren freigesetzt werden. Wenn anschließend wieder mit Äther ausgeschüttelt wird,

gehen die starken Säuren in die Ätherphase über. Wässrige Phase und Ätherphase werden mittels eines Schütteltrichters voneinander getrennt.

Die drei erhaltenen Fraktionen, Neutralstoffe, schwache und starke Säuren wurden dann im Wägetest (s. S. 6) auf ihre Attraktivität hin untersucht. Dazu wurde - um Verluste auszugleichen - etwa die doppelte Menge des Äquivalents einer Königin auf eine tote Arbeiterin aufgebracht und getestet.

Man findet, daß die Attraktivität ausschließlich in die Säurefraktion gegangen ist, und zwar etwa zu gleichen Teilen in die schwachen und



und starken Säuren. Mit der Fraktion der schwachen Säuren wiederholte ich die oben geschilderte Auftrennung. Danach befand sich die ganze Aktivität in der Fraktion der starken Säuren.

Die starken Säuren trennte ich schließlich noch auf einer analytischen Dünnschichtplatte (Kieselgel G, MERCK) auf. Als Laufmittel diente Chloroform-Äthylacetat-Ameisensäure im Verhältnis 90 : 10 : 2, die Laufzeit betrug 54 Minuten. Danach trocknete ich die Platte 2 Stunden im Kaltluftstrom eines Ventilators, bis das Laufmittel vollkommen abgedampft war. (Dies ist nötig, da vor allem die Ameisensäure beim Biotest empfindlich stört.) Ein schmaler Streifen der Platte wurde mit 2'7'-Dichlorfluorescein (MERCK) besprüht, der Rest der Platte war - um eine Benetzung zu vermeiden - abgedeckt. Nach dem Trocknen des

Abb. 7: links das Dünnschichtchromatogramm der starken Säuren des Taschendrüsensextrakts; rechts das Dünnschichtchromatogramm von 9-Oxodecensäure

Sprühnitteln sieht man im UV-Licht (254 nm, 366 nm) 4 Bänder: ein Teil des Extrakts bleibt am Auftragungspunkt liegen. Bei rf 0,06 und 0,4 sind schwache Bänder. Bei rf 0,2 eine starke Bande zu sehen (Abb. 7). An den entsprechenden Stellen des unentwickelten Teils der Platte wurde mit einem Spatel das Kieselgel herausgekratzt und in Äthanol für 24 Stunden eluiert. Die Eluate der 4 Zonen werden anschließend im Biotest geprüft.

Die Bande bei rf 0,2 zeigt die größte Aktivität (etwa 1/3 der Aktivität der starken Säuren). Die Zone bei rf 0,06 zeigt eine schwache Aktivität, während die Eluate des Auftragungspunktes und bei rf 0,4 keine Wirkungen zeigen.

Vereinigt man die Eluate von rf 0,06 und rf 0,2 erhält man wieder die gesamte Ausgangsaktivität der starken Säurefraktion. Dies deutet darauf hin, daß auch das Pieschendrüsensekret aus einem Gemisch mehrerer Attraktionspheromone besteht. 9-Hydrodecensäure (rf 0,36) ist im Pieschendrüsensekret nicht enthalten.

III. Diskussion

Über Attraktionspheromone mandibeldrüsenloser Königinnen liegen bisher keine Untersuchungen vor. Fest stand bisher lediglich, daß operierte Königinnen für die Arbeiterinnen, wenn auch in geringerem Ausmaß, attraktiv sind (M.E. GARY 1962, R.A. MORSE u. M.E. GARY 1963, J. EMARLICKI u. R.A. MORSE 1964, C.G. BUTLER et al. 1965, R.E.S. VELTHUIS 1965).

Bei unseren Wägetests besaßen die mandibeldrüsenlosen Königinnen, verglichen mit den Ergebnissen, die Literatur Untersuchungen anderer Autoren ergaben, eine relativ große Lockwirkung. Der Grund für die unterschiedlichen Ergebnisse ist, wie gezeigt werden konnte, methodisch bedingt. Es stellt sich die Frage, welche der beiden Methoden - die von uns angewendete (s. S. 6) oder diejenige, die C.G. BUTLER 1965 benutzte (s. S. 14) - den biologischen Reaktionen am besten entspricht.

Gegen die Wägeversuche könnte man einwenden, daß dabei kleine Versuchsgruppen mit gleichaltrigen Bienen verwendet wurden, während ein Bienenvolk eine wesentlich größere Anzahl verschiedenaltiger Bienen umfaßt. Im Stock aber sind die Bedingungen für die Königinnen, was den Kontakt mit den Arbeiterinnen anlangt, ganz ähnlich zu den Bedingungen in den Wägekästen: Die Königin (auch eine mandibeldrüsenlose Königin), hat unmittelbaren Kontakt nur zu der verhältnismäßig kleinen Anzahl von jungen Arbeiterinnen des Hofstaates. Die Bienen bei unseren Versuchen waren zwischen 3 - 5 Tage alt und dies ist auch das Lebensalter der Arbeiterinnen, die sich im Volk um die Königin kümmern.

Bei den Versuchen von H.E. GARY u. C.G. BUTLER (s. S. 14), bei denen gleichzeitig mehrere Königinnen (mit und ohne Mandibeldrüsen) in einem weiselrichtigen Volk getestet wurden, hatten die Arbeiterinnen keinen freien Zugang zu den Königinnen. Die Durchführung dieser Versuche entspricht somit keinesfalls den natürlichen Bedingungen im Bienenvolk. Man findet in Völkern normaler Größe niemals gleichzeitig mehrere Königinnen; jede einem weiselrichtigen Volk zugesetzte Königin wird von den Arbeiterinnen angegriffen und abgestochen. Wie schon H.H.W. VELTHUIS (1965) bemerkte, wird mit dieser Methode nicht das Attraktionsvermögen von Königinnen, sondern vielmehr die Aggressivität der Bienen gegenüber den fremden Königinnen gemessen. Die Drahtkäfige, in denen sie sich befanden, schützten sie davor, daß sie nicht abgestochen wurden.

Im Bienenvolk ist der freie Zugang zur Königin immer gewährleistet und unumgänglich notwendig, wenn die Königin ihre Funktion erfüllen soll. Sperrt man sie in einen Käfig, so beginnen die Arbeiterinnen bald mit der Nachzucht weiterer Königinnen; wenn dies wegen fehlender Jungbrut unmöglich ist, entwickeln sich bei ihnen die Ovarien (J. PAIN 1961).

Wenn sich eine mandibeldrüsenlose Königin frei im Stock bewegen kann, wird sie in einem kleinen Volk (10.000 - 20.000 Bienen) als vollwertig anerkannt und nicht durch eine junge Königin ersetzt (H.E. GARY 1970). Da die Königin ohne Mandibeldrüsen über Kontaktchemorezeption wahrgenommen wird, ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Arbeiterinnen mit ihr in Berührung kommen und damit über die Gegenwart der Königin informiert

werden nur in kleineren Völkern ausreichend hoch. Erst in größeren Völkern scheinen die flüchtigeren Pheromone der Mandibeldrüsen nötig zu sein, um allen Mitgliedern die Anwesenheit der Königin zu signalisieren.

Da auch mandibeldrüsenlose Königinnen in kleineren Bienenvölkern die Nachzucht weiterer Königinnen verhindern, ist es durchaus denkbar, daß die Taschendrüsenseromone auch dabei eine Rolle spielen. Wir haben darüber keine Untersuchungen angestellt.

Mehr weiß man allerdings über den Einfluß der Pheromone der Taschendrüsenseromone auf die Ovarienentwicklung der Arbeitsbienen. H.H.W. VELTHUIS (1970) fand, daß der Tergitstreifen mit den Taschendrüsenseromone die Ovarienentwicklung der Arbeiterinnen zu einem gewissen Prozentsatz hemmen kann, während die anderen Körperteile wie Kopf+Thorax, Abdominalsternite oder Stachelkammer mit Koschewnikow'scher Drüse darauf keinen Einfluß hatten. Man kann daher annehmen, daß die Pheromone der Tergittaschendrüsenseromone, ähnlich wie die der Mandibeldrüsen, verschiedene Vorgänge im Bienenvolk steuern.

Aus den Vergleichen der Lockwirkungen der Körperteile von Königinnen ohne Mandibeldrüsen wird ersichtlich, daß die Abdomina bzw. die abdominalen Tergitstreifen die größten Wirkungen ausüben. Dies läßt aber noch nicht den zwingenden Schluß zu, daß die Taschendrüsenseromone für die Anlockung der Arbeiterinnen verantwortlich sind, da auch Kopf+Thorax eine deutlich attraktive Wirkung zeigt. Es gibt verschiedene Möglichkeiten, dies zu erklären:

1. Bei der Operation sind die Mandibeldrüsen nicht vollständig entfernt worden, der verbleibende Rest gibt noch Sekret ab, worauf die Wirkung der operierten Königin zurückzuführen ist.
2. Außer den Taschendrüsenseromone im Abdomen der Königin sind über den ganzen Körper Drüsenzellen (sog. Hautdrüsenseromone) verteilt, die für die Arbeiterinnen attraktive Stoffe abgeben. In Kopf+Thorax kommen diese Drüsenzellen lediglich in geringerer Anzahl vor.
3. Die attraktiven Pheromone werden von den Taschendrüsenseromone sezerniert und ebenso wie das Mandibeldrüsensekret über den Körper der Königin verteilt.

Um sicher zu gehen, daß ich bei der Operation die Mandibeldrüsen vollständig entfernt hatte, habe ich anfangs die Köpfe dieser Königinnen histologisch untersucht. In keinem Fall waren Reste der Mandibeldrüsen nachzuweisen. Später, als ich die Operationsmethode gut beherrschte, unterblieben diese Kontrollen.

Gegen die Hypothese, daß Hautdrüsen, die über den ganzen Körper verteilt sind, die Attraktionspheromone abgeben, sprechen histologische Untersuchungen von F. HESELHAUS (1922) und P. LUXSCHMIDT (1962), wonach im Bereich der Hypodermis solche Drüsen in allen Körperteilen nur vereinzelt angetroffen werden. Man muß daher annehmen, daß das Taschendrüsensekret - wie auch das Sekret der Mandibeldrüsen - auf der Körperoberfläche der Königin verteilt ist. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der Extrakt der Taschendrüsen deutlich attraktiver ist als der von Kopf+Thorax mandibeldrüsenloser Königinnen. Während bei Kopf+Thorax nur die Pheromone, die auf der Körperoberfläche verteilt sind, gelöst werden können, extrahiert man bei den Tergitstreifen auch aus den Drüsenzellen die attraktiven Stoffe.

Der simultane Vergleich von Abdomen und Kopf+Thorax von Königinnen ohne Mandibeldrüsen zeigt ebenfalls, daß die Lockwirkung des Hinterleibs wesentlich größer ist. Beobachtet man das Verhalten der Bienen gegenüber einer lebenden operierten Königin, fällt auch da auf, daß sie sich vor allem für das Abdomen interessieren. Sie betrihlern es ständig mit ihren Antennen und lecken es ab. Dieses Verhalten offenbaren die Arbeiterinnen auch gegenüber Königinnen mit Mandibeldrüsen, und dies veranlaßte C.G. BUTLER (1954) zunächst zu glauben, daß die Königinnen-Pheromone vom Abdomen stammen. Als er jedoch später die Bedeutung der Mandibeldrüsen entdeckte, schrieb er den Einfluß des Hinterleibs dem Mandibeldrüsensekret zu, das über den ganzen Körper verteilt ist (C.G. BUTLER u. P.M. PATON 1962).

Schließlich zeigen auch histologische Befunde, daß die Tergittaschendrüsen, die ausschließlich bei der Bienenkönigin vorkommen und aus mehreren tausend Drüsenzellen bestehen, zeitlebens in Funktion sind und Sekrete sezernieren (M. PENNER und M. BAUMANN 1964).

Die Ergebnisse von C.G. BUTLER und J. SIMPSON (1965) konnten wir nicht voll bestätigen. Sie fanden, daß Duftstoffe der Koschewnikow'schen Drüse für die Bienen sehr attraktiv sind, während die Taschendrüsen keine Wirkung hatten. Sie gewannen allerdings die Duftstoffe, indem sie mit Filterpapierschnitzel über die Drüsen wischten. Diese bedufteten Filterpapiere boten sie den Arbeiterinnen so an, daß sie keinen Kontakt dazu herstellen konnten. Möglicherweise ist dies der Grund, warum bei ihren Versuchen die Taschendrüsenpheromone nicht attraktiv waren.

Die Attraktionspheromone der Königin, die von den Tergittaschendrüsen stammen, sind ebenso wie die attraktiven Stoffe der Mandibeldrüsen (J. PAIN et al. 1960) in der Säurefraktion des Extraktes enthalten. Ebenso wie bei den Mandibeldrüsen scheint auch hier erst ein Gemisch aus mehreren Substanzen für die Bienen voll attraktiv zu sein.

J. PAIN et al. (1960) fanden, daß die 9-Oxodecensäure ein wichtiger unentbehrlicher Bestandteil des Pheromongemisches der Mandibeldrüsen ist. Für sich allein ist die 9-Oxodecensäure jedoch nicht attraktiv. In einer neueren Arbeit behaupten C.G. BUTLER et al. (1973) im Gegensatz dazu, daß die 9-Oxodecensäure die Arbeiterinnen anlockt.

Mit meiner Methode konnte ich niemals eine attraktive Wirkung der 9-Oxodecensäure auf die Arbeiterinnen feststellen, gleichgültig, welche Konzentration zur Anwendung kam (0,2 - 200 μ g).

Beim Taschendrüsensekret kann eine Wirkung der 9-Oxodecensäure ausgeschlossen werden, da sie ausschließlich in den Mandibeldrüsen vorkommt und diese wurden ja entfernt, bevor sie in Funktion traten. Das Dünnschichtchromatogramm bestätigte dies: 9-Oxodecensäure⁺ ist in dem Taschendrüsensextrakt (Abb. 7) nicht enthalten. Nur die Fraktionen mit dem r_f 0,08 und 0,72 vermögen die Arbeiterinnen anzuziehen.

Inwieweit die Attraktionspheromone der Mandibel- und Taschendrüsen chemisch übereinstimmen, muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben.

⁺ r_f = 0,26

D. DIE BIOLOGISCHE BEDEUTUNG DER TERGITTASCHENDRÜSEN BEIM HOCHZEITSFLUG DER KÖNIGIN

I. Einführung

Über den Hochzeitsflug der Bienenkönigin wissen wir immer noch nicht genau Bescheid. Dies liegt vornehmlich daran, daß die Begattung weitab vom Bienenstock (1 - 5 km) in einer Höhe erfolgt, die eine Beobachtung erschwert.

Etwa zwischen ihrem 5. - 15. Lebenstag, je nach Wetterlage, unternimmt die Königin einen bis mehrere Hochzeitsflüge. Es ist noch nicht geklärt, ob sie aus eigenem Antrieb ausfliegt, oder von den Arbeiterinnen dazu getrieben wird (E. HAMANN 1957, J. HOLZMANN 1970). Jedenfalls zeigen vor allem ältere Arbeiterinnen gerade gegenüber jungen, unbegatteten Königinnen ein aggressives Verhalten (T.J. SZABO u. G.F. TOWNSEND 1974; R.P.S. YADAVA u. M.V. SMITH 1971).

Die Königinnen fliegen zu den Begattungsflügen an warmen, nicht zu windigen Tagen in den frühen Nachmittagsstunden aus, und steuern dabei wahrscheinlich sog. "Drohnensammelplätze" an (H. u. F. RUTTNER 1963). Dort werden sie von einem oder auch mehreren Drohnen begattet (M. ALBER, R. JORDAN, H. u. F. RUTTNER 1955); 15 - 30 min nach dem Abflug kehren sie wieder zu ihrem Volk zurück.

Drohnensammelplätze sind ganz bestimmte Geländeabschnitte von 100 - 200 m Durchmesser, an denen sich an warmen Tagen von Mai bis August nachmittags zahlreiche Drohnen aufhalten. Soviel man weiß, lassen sich die Drohnen an diesen Stellen nicht nieder, sondern fliegen in einer Höhe von 5 - 20 m hin und her. Drohnensammelplätze bleiben über Jahre hinaus konstant (H. u. F. RUTTNER 1966). Es ist unbekannt, nach welchen Umweltbedingungen die Drohnen ihre Sammelplätze auswählen und wie die neue Drohnengeneration im Sommer wieder die alten Plätze vom Vorjahr findet.

1962 gelang es N.E. GARY als erstem, die Ereignisse bei der Begattung der Königin genauer zu untersuchen. Er spannte eine Leine zwischen

zwei 10 m hohen Masten, an der einige Königinnen mit Nylonfäden befestigt waren. Bald nachdem die Königinnen in eine Höhe von etwa 10 m gebracht wurden, flogen die ersten Drohnen an und nach kurzer Zeit waren bis zu 100 Drohnen um jede Königin. Dabei erwiesen sich unbegattete Königinnen attraktiver als begattete (N.E. GARY 1970). Die Drohnen fliegen die Königinnen immer gegen den Wind an und verharren auch windabwärts bei ihr, was einen Hinweis gab, daß die Drohnen die Königin olfaktorisch finden. 1962 und 1963 konnten N.E. GARY bzw. J. PAIN u. F. RUTTNER zeigen, daß im Sekret der Mandibeldrüsen vor allem die 9-Oxodecensäure, aber auch noch weitere, bisher noch nicht isolierte und identifizierte Pheromone als Sexuallockstoffe fungieren. Außerdem ist aber eine visuelle Nahorientierung von Bedeutung (N.E. GARY 1963). Öfters beobachtete GARY, daß Drohnen mit der Königin zu kopulieren versuchen. Es kam aber nur höchst selten zu Paarungen, was vermutlich daran lag, daß die festgebundene Königin ihre Stachelkammer nicht öffnete (N.E. GARY 1963).

BUTLER (C.G. BUTLER u. E.M. FAIREY 1964; C.G. BUTLER 1967) nahm zunächst an, daß ausschließlich die 9-Oxodecensäure bei der Begattung der Königin eine Rolle spielt. Sie sollte einmal für die Anlockung der Drohnen verantwortlich sein, zum anderen bei den Drohnen die Begattungshandlung auslösen.

Da aber auch Königinnen ohne Mandibeldrüsen begattet werden (R.A. MORSE u. N.E. GARY u. T.S.K. JOHANSSON 1962), war zu vermuten, daß auch Pheromone anderer Drüsen bei der Begattung von Bedeutung sind. Schon 1964 nahmen M. RENNER u. M. BAUMANN an, daß die Taschendrüsenspheromone als Sexuallockstoffe auf die Drohnen wirken, da gerade bei jungen unbegatteten Königinnen die Drüsen am aktivsten sind. C.G. BUTLER fand 1971 erste Anhaltspunkte dafür, daß diese These zutrifft. Er vermutete, daß Pheromone vom Abdomen der Königin für die Nahorientierung und sexuellen Stimulation der Drohnen eine Rolle spielen.

II. Material und Methode

Für die Versuche verwendeten wir unbegattete Königinnen im Alter zwi-

schen 10 - 15 Tagen. Einem Teil der Königinnen wurden wiederum nach der Methode von GARY (1961a, s. S. 5) innerhalb der ersten beiden Lebensstage die Mandibeldrüsen entfernt. Königinnen mit und ohne Mandibeldrüsen wurden bis zur Verwendung bei den Versuchen in Schlüpfkäfigen in Bienenvölkern gehalten.

Die Experimente wurden in den Monaten Juni/Julí 1974 und 1975 30 km südlich von München in der Nähe von Deining durchgeführt. Einen Drohnensammelplatz fanden wir nach der Methode von R. RUTTNER (1966).⁺

Da die Begattung der Königin in einer Höhe von 5 - 20 m stattfindet, mußten wir unseren Versuchsaufbau danach richten. Die Methode von N.E. GARY (1962, 1963) war für unsere Zwecke nicht geeignet, da wir den Anflug der Drohnen quantitativ registrieren und die Vorgänge, die sich in der Nähe der Königin abspielen, genau verfolgen wollten. Dazu war es nötig, das Verhalten der Drohnen in der unmittelbaren Umgebung der Königin zu filmen.

Auf dem Drohnensammelplatz errichteten wir einen Aluminiumdreifuß, dessen senkrechte Achse teleskopartig bis auf 8 m Höhe ausziehbar war. An der Spitze der Achse befindet sich ein Motor, der eine 2 m lange waagerecht ausladende Stange kreisen läßt (Abb. 8). Am Ende der Querstange wurde eine Königin bzw. eine Königinnenattrappe befestigt. Die Königinnen wurden mit einer Drahtschlinge zwischen Thorax und Abdomen an der Halterung befestigt. Als Attrappen dienten schwarze Filterpapierröllchen von der Größe einer Königin, die entweder unbe-duftet waren, mit 9-Oxodecensäure ($100\mu\text{g}$ = Äquivalent einer unbegatteten Königin) oder Taschendrüsenextrakt getränkt worden waren.⁺⁺

⁺ Man befestigt einen Käfig mit einer Königin als Gondel an einen mit Wasserstoff gefüllten Fesselballon und wandert damit über die Felder. Sobald die Königin von Drohnen angefliegen wird, kann man sicher sein, daß man sich im Bereich eines Drohnensammelplatzes befindet. Unser Drohnensammelplatz befand sich auf dem Plateau eines flachen Hügels.

⁺⁺ Da die Drohnen sich auch optisch orientieren, wurde schwarzes Filterpapier verwendet. Dadurch boten diese Attrappen für die Drohnen sicherlich ein ebenso wirksames optisches Ziel wie Königinnen.

Mit Hilfe eines Geschwindigkeitsreglers ließ sich die Drehzahl des Motors verändern. Über der Achse war die Kamera eines Videorecorders befestigt; sie war auf die Königin bzw. die Attrappe eingestellt und dreht sich synchron mit. Der Bildausschnitt betrug 30 x 30 cm. Das Aufzeichnungsgerät des Videorecorders befand sich, zusammen mit einem Windgeschwindigkeits-Meßgerät, dem Geschwindigkeitsregler des Motors und einem Transformator auf einem Tisch am Fuß des Karussells (Abb. 9).

Bei allen Versuchen wurden die Lufttemperatur und die Windgeschwindigkeit registriert. Die Temperatur an den Versuchstagen schwankte zwischen 21° C und 28° C, die Windgeschwindigkeit zwischen 1 - 5 m/sec.

Wir gingen zunächst davon aus, daß der Drohnenanflug bei bewegten Objekten, also bei drehendem Karussell, besser sein würde, da die Königin ja auch im Flug begattet wird. Bei den Versuchen stellte es sich jedoch heraus, daß die Drohnen die stillstehenden Königinnen bzw. Königinnenattrappen nahezu ebenso gut anfliegen. Wir testeten daher die verschiedenen Objekte zunächst für 2 min bei drehendem und anschließend die gleiche Zeit bei stehendem Karussell. Wurden gleichzeitig zwei Objekte getestet, so waren diese etwa 15 cm voneinander entfernt und bei stehendem Karussell so ausgerichtet, daß die Achse, die die beiden miteinander verband, senkrecht zur Windrichtung stand.

Mit Hilfe dieser Versuchsanordnung sollte die Lockwirkungen von Königinnen mit und ohne Mandibeldrüsen, von Körperteilen operierter Königinnen, von 9-Oxodecensäure und des Taschendrüsensextrakts festgestellt werden. Außerdem interessierte das Verhalten der Drohnen in unmittelbarer Nähe der Testobjekte.

Bei der Auswertung wurden die Videobänder nicht abgespielt, sondern mit der Hand weitergedreht. Man sieht dabei, daß die Aufzeichnung aus einzelnen Bildern zusammengesetzt ist. Bei jedem 10. Bild wurde die Anzahl der Drohnen, die auf dem Monitor sichtbar waren, ausgezählt. Da der verwendete Videorecorder mit einer Aufnahmefrequenz von 50 Bildern/sec arbeitet, waren das 5 Auszählungen/sec. In den Tabellen



Abb. 8: Versuchsaufbau für die Drohnenversuche: der Aluminiumdreifuß ist bis zu einer Höhe von 8 m ausziehbar; an dessen Spitze der Motor und die Kamera eines Videorecorders. Vor dem Karussell auf dem Tisch die weitere Versuchsausrüstung (s. Abb. 9)

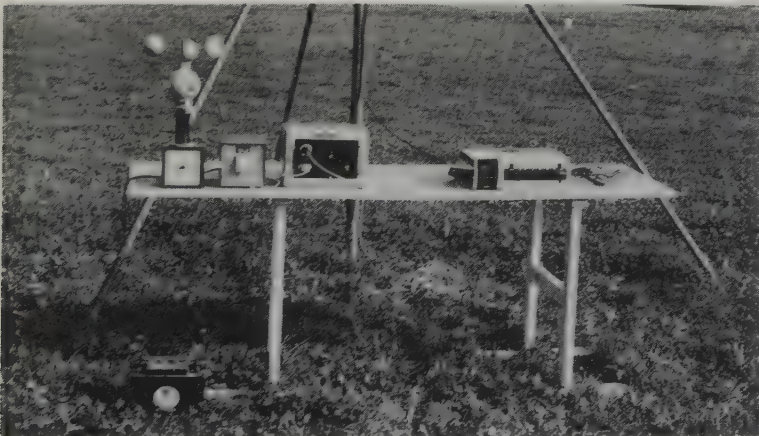


Abb. 9: Vergrößerter Ausschnitt mit der Versuchsausrüstung. Von links nach rechts: Windmeßgerät, Transformator, Geschwindigkeitssteuergerät, Bandaufzeichnungsgerät des Videorecorders; im Gras (links unten) eine 12 V-Batterie, die den Strom zum Antrieb des Motors liefert

(10, 12, 14, 16) ist jeweils die durchschnittliche Zahl der Drohnen, die sich im Verlauf eines 2-Minuten-Versuchs (600 Auszählungen) bei der Königin befanden, angegeben. - Außerdem wurde die Begleitflugdauer⁺ der Drohnen während der 2 min Versuchszeit festgestellt.

Bei der Auswertung der Videobänder zeigte es sich, daß nicht auf allen ausgezählten Bildern Drohnen zu sehen waren; die Drohnen flogen also nicht dauernd unmittelbar hinter dem Testobjekt her.

III. Ergebnisse

1. Der Anflug der Drohnen bei drehendem Karussell

a) Die Wirkung der 9-Oxodecensäure beim Hochzeitsflug der Königin

In dieser Versuchsreihe sollte die Lockwirkung von Königinnen mit Mandibeldrüsen, von Königinnen ohne Mandibeldrüsen und von 9-Oxodecensäure (100 µg auf einem schwarzen Filtrierpapierröllchen) überprüft, und außerdem die Attraktivität von operierten Königinnen, die zusammen mit 9-Oxodecensäure angeboten wurden, relativ zu der von Königinnen mit Mandibeldrüsen festgestellt werden.

Die verschiedenen Objekte wurden an den Versuchstagen in jeweils unterschiedlicher Reihenfolge getestet. Tabelle 10 und 11 bringen die Ergebnisse. Die Auswertung der Anflughäufigkeit einerseits und die der Begleitflugdauer der Drohnen andererseits brachten grundsätzlich die gleichen Resultate.

Königinnen mit Mandibeldrüsen sind wesentlich attraktiver als operierte Königinnen oder 9-Oxodecensäure auf dem Filtrierpapierröllchen ($p < 0,01$). Es besteht jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen der Lockwirkung einer nichtoperierten Königin und einer Königin ohne Mandibeldrüsen, wenn mit dieser zugleich 9-Oxodecensäure geboten wird ($p > 0,1$). Die 9-Oxodecensäure bzw.

⁺ Die Begleitflugdauer wird durch den Quotient aus der Anzahl der Bilder mit Drohnen (B_D) und der Gesamtanzahl der ausgezählten Bilder des 2-Minuten-Versuchs (B_g) ausgedrückt. Begleitflugdauer =

$$\frac{B_D}{B_g}$$

Datum	♀ mit M.	♀ ohne M.	9-Oxodecensäure	♀ ohne M. + 9-Oxodecensäure	Kontrolle
12.7.1974	6,0500	0,2700	0,9700	4,2800	0,1700
8.6.1975	8,9211	0,2649	0,9447	13,7416	0,0000
11.6.1975	4,8183	0,1353	0,4308	6,6929	0,4067
12.6.1975	6,1620	0,3800	0,6145	4,5987	0,2442
13.6.1975	12,8167	0,5622	0,3435	18,2053	0,0000
14.6.1975	9,3854	1,0417	0,7749	7,4515	0,0367
Mittelwert	8,0256	0,4424	0,6797	9,1617	0,1429
Standardabweichung	2,9417	0,3265	0,2618	5,5935	0,1629

Tabelle 10: Durchschnittliche Anzahl der Drohnen, die sich bei drehendem Karussell in einem Umkreis von 15 cm um die Versuchsobjekte aufhalten. Kontrolle: unbeduftetes schwarzes Filterpapierröllchen. 9-Oxodecensäure: 100 µg auf schwarzem Filterpapier. ♀ ohne Mandibeldrüsen + 9-Oxodecensäure: (100 µg) auf schwarzem Filterpapierröllchen, beide 15 cm voneinander entfernt.

Datum	♀ mit M.	♀ ohne M.	9-Oxodecensäure	♀ ohne M. + 9-Oxodecensäure	Kontrolle
12.7.1974	0,74	0,27	0,37	0,83	0,16
8.6.1975	1,00	0,26	0,49	0,98	0,00
11.6.1975	0,91	0,12	0,30	1,00	0,30
12.6.1975	0,89	0,29	0,35	0,96	0,20
13.6.1975	0,91	0,43	0,13	0,99	0,01
14.6.1975	0,78	0,46	0,37	0,88	0,04
Mittelwert	0,870	0,305	0,335	0,940	0,118
Standardabweichung	0,100	0,124	0,118	0,070	0,112

Tabelle 11: Durchschnittliche Begleitflugdauer der Drohnen bei drehendem Karussell. Kontrolle: unbeduftetes schwarzes Filterpapierröllchen. 9-Oxodecensäure: 100 µg auf schwarzem Filterpapier. ♀ ohne Mandibeldrüsen + 9-Oxodecensäure: (100 µg) auf schwarzem Filterpapierröllchen, beide 15 cm voneinander entfernt.

die mandibeldrüsenlose Königin alleine angeboten, locken jedoch mehr Drohnen an als das zur Kontrolle dienende unbeduftete Filterpapier ($p < 0,05$).

Auffällig und überraschend bei diesen ersten Versuchen war die Tatsache, daß Königinnen ohne Mandibeldrüsen, wenn sie zusammen mit 9-Oxodecensäure angeboten wurden, für die Drohnen ebenso attraktiv waren wie eine nichtoperierte Königin. Testete man beide Objekte allein, sind, wie aus Tabellen 10 und 11 ersichtlich wird, ihre Lockwirkungen deutlich geringer.

Dieses Ergebnis ist zunächst schwer verständlich, denn es ist nicht einzusehen, daß zwei Objekte, von denen jedes für sich nur eine mäßige Attraktivität aufweist, dann, wenn man sie im Abstand von 15 cm gleichzeitig anbietet, eine Gesamtlockwirkung entfalten, die der von unoperierten Königinnen gleichkommt. Eine Klärung, oder wenigstens einen Hinweis für die Klärung dieses Phänomens ergab sich aus dem Verhalten der Drohnen.

Eine Königin mit Mandibeldrüsen wird oben auf dem Karussell meist schon nach weniger als einer Minute von den Drohnen angefliegen. Unsere Beobachtungen deckten sich weitgehend mit denen von N.E. GARY (1963): Die Drohnen fliegen gegen den Wind an, bleiben bei der Königin windabwärts und der Schwarm, der sich hinter der Königin bildet, nimmt die Gestalt eines Kometenschweifs an (Abb. 11). Häufig versuchen einzelne Drohnen, mit der gefesselten Königin zu kopulieren, was jedoch, wie bei den Versuchen von N.E. GARY, fast immer mißlingt.

Eine Königin ohne Mandibeldrüsen scheint die Drohnen nicht anzulocken; das Summen der Bienenmännchen, das bei Anwesenheit einer Königin mit Mandibeldrüsen die Luft erfüllt, hört vollkommen auf. Dennoch werden auch diese Königinnen ab und zu von einzelnen Drohnen angefliegen. Man hat dabei den Eindruck, daß die Drohnen beim Vorbeiflug - zufällig - auf die Königin stoßen. Dann jedoch zeigen sie auch gegenüber der mandibeldrüsenlosen Königin Interesse und inspizieren sie eingehend. Der Begleitflug dieser einzelnen Drohnen - es

wurde nie beobachtet, daß mehr als 4 Drohnen gleichzeitig hinter solchen Königinnen herfliegen - dauert dann oft bis zu einer halben Minute (Abb. 11). Die Kontrolle, ein unbeduftetes schwarzes Filterpapierröllchen, wird ebenfalls gelegentlich angefliegen, die Drohnen verharren dort aber meist nicht länger als 1 sec.

Das Verhalten der Drohnen gegenüber dem mit 9-Oxodecensäure be-träufelten Filtrierpapierröllchen unterscheidet sich deutlich sowohl vom Verhalten gegenüber gesunden als auch von dem gegenüber operierten Königinnen. Die 9-Oxodecensäure entfaltet ohne Zweifel eine gewisse Lockwirkung; es finden sich recht bald Drohnen ein. Sie fliegen aber anders als bei unoperierten Königinnen unruhig, unstet im Karussellbereich umher, steuern dann zwar auch das Filtrierpapierröllchen an und fliegen zu mehreren hinter ihm her, nie aber bildet sich eine längere Zeit windabwärts der Attrappe verweilende "Kometenschweif". Das Ausscheren eines Drohns oder das Vorbeifliegen einzelner anderer Drohnen - oder auch anderer Insekten von geeigneter Größe - hat zur Folge, daß sich der Verband schlagartig auflöst oder hinter den neuen Objekten dreinjagt. Zwar löst sich der Drohnenpulk auch ab und an von unverletzten Königinnen, dort aber fast nie vollständig; immer bleiben ein paar Drohnen bei den Weibchen (Abb. 10).

Bietet man beides, eine Königin ohne Mandibeldrüsen und daneben das Filtrierpapierröllchen mit 9-Oxodecensäure, kommt es auch hier zu einem raschen (und nicht "nervösen") Drohnenanflug. Im Bereich der beiden Lockobjekte angekommen, wenden sich die Bienenmännchen nun aber eindeutig nicht der 9-Oxodecensäureattrappe, sondern der mandibeldrüsenlosen Königin zu und fliegen als "fester" Pulk hinter ihr drein (Abb. 10).

Folgender Mechanismus zeichnet sich ab: Die 9-Oxodecensäure wirkt beim Hochzeitsflug der Bienenkönigin als Fernanlockungsmittel. Durch sie werden die Drohnen in den Bereich der Königinnen geführt. Für das Verharren am Objekt ist nun aber ein weiterer Faktor von Bedeutung, ein Faktor, der auch von einer mandibeldrüsenlosen Königin ausgeht. Das Verhalten der Drohnen weist darauf hin, daß es sich

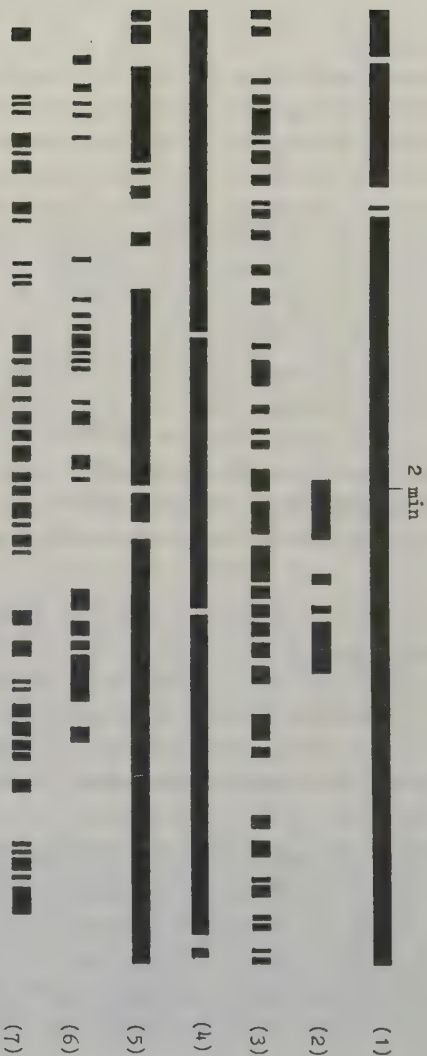


Abb. 10: Begleitflugdauer der Drohnen bei verschiedenen Testobjekten (Versuche vom 8.6.1975). Das Karussell stand 2 min, 2 min drehte es. (1) Königin mit Mandibelrüsen, (2) Königin ohne Mandibelrüsen, (3) 9-Oxodecensäure, (4) Königin ohne Mandibelrüsen + 9-Oxodecensäure, (5) Tergit + 9-Oxodecensäure, (6) Kopf+Thorax + 9-Oxodecensäure, (7) Kontrolle: 9-Oxodecensäure neben Filterpapier ohne Duft

um einen chemorezeptiven (Lock-)Stoff (ein Pheromon?) handelt: Die Drohnen fliegen stets windabwärts vom Testobjekt.⁺ Es war nahe-
liegend, in den Taschendrüsen die Produzenten dieses Wirkstoffes
zu sehen.

b) Die Wirkung des Sekretes der Tergittaschendrüsen beim Hoch-
zeitsflug der Bienenkönigin

In dieser Versuchsreihe wurden durch quantitatives Erfassen von An-
flughäufigkeit und Begleitflugdauer (s. S. 38) die Lockwirkung von

Datum	♀ ohne M. + 9-Oxodecen- säure	Kopf-Thorax + 9-Oxodecen- säure	Tergit + 9-Oxodecen- säure	Kontrolle
12.7.1974	4,2800	1,1900	2,9700	1,7444
8.6.1975	13,7416	0,2405	8,7645	0,5822
11.6.1975	6,6929	2,0100	4,6382	2,0722
12.6.1975	4,5987	2,3300	6,0712	1,4048
13.6.1975	18,2053	0,9201	8,1367	0,7605
14.6.1975	7,4515	3,7890	5,3103	1,7351
Mittelwert	9,1617	1,7466	5,9818	1,3832
Standard- abweichung	5,5935	1,2524	2,1782	0,5931

Tabelle 12: Durchschnittliche Anzahl der Drohnen, die sich bei drehen-
dem Karussell in einem Umkreis von 15 cm um die Versuchsobjekte auf-
halten. Es wurden jeweils 2 Versuchsobjekte im Abstand von 15 cm
nebeneinander geboten. Kontrolle: 2 schwarze Filtrierpapierröllchen,
von denen eines mit 100 µg 9-Oxodecensäure beduftet wurde.

⁺ Bei völliger Windstille erfolgt überhaupt kein Drohnenanflug. Die
Abhängigkeit des Drohnenanfluges von der Luftbewegung war beson-
ders auffallend bei Wetterlagen, bei denen Windstille mit Perio-
den niedriger Windstärken wechselten: Anflüge erfolgten nur bei
bewegter Luft.

a) mandibeldrüsenlosen Königinnen⁺, b) von frisch getöteten Königinnen stammende abdominale Tergitstreifen mit den daran anhaftenden Taschendrüsen und c) Kopf+Thorax-Präparate solcher Königinnen getestet. Um einen Drohnenanflug zu gewährleisten, wurde bei all diesen Versuchen gleichzeitig auch 9-Oxodecensäure geboten (s. S. 41). Bei den Kontrollversuchen wurden zwei schwarze Filtrierpapierröllchen (von der Größe einer Königin) geboten, von denen eines mit 100 µg 9-Oxodecensäure beträufelt war. Die Drohnen konnten also bei allen Versuchen dieser Reihe zwischen zwei Testobjekten wählen, die - wie auf S. 36 schon beschrieben - im Abstand von 15 cm nebeneinander und senkrecht zur Bewegungsrichtung außen am Querstab des Karussells befestigt waren. Anflughäufigkeit und Begleitflugdauer sind den Tabellen 12 und 13 zu entnehmen.

Datum	♀ ohne M. + 9-Oxodecensäure	Kopf+Thorax + 9-Oxodecensäure	Tergit + 9-Oxodecensäure	Kontrolle
12.7.1974	0,83	0,41	0,87	0,60
8.6.1975	0,98	0,21	0,93	0,38
11.6.1975	1,00	0,78	0,97	0,75
12.6.1975	0,96	0,68	0,95	0,58
13.6.1975	0,99	0,46	0,96	0,43
14.6.1975	0,88	0,84	0,90	0,59
Mittelwert	0,940	0,563	0,930	0,555
Standard- abweichung	0,070	0,243	0,385	0,133

Tabelle 13: Durchschnittliche Begleitflugdauer der Drohnen bei drehendem Karussell. Es wurden jeweils 2 Versuchsobjekte im Abstand von 15 cm nebeneinander geboten. Kontrolle: 2 schwarze Filtrierpapierröllchen, von denen eines mit 100 µg 9-Oxodecensäure beduftet wurde.

⁺ s. S. 5

Die Tergitstreifen mit den anhaftenden Taschendrüsen entfalten unter diesen Bedingungen ähnliche Wirkungen wie die mandibeldrüsenlosen Königinnen (die Differenz ist bei der Anflughäufigkeit sowohl als auch bei der Begleitflugdauer mit $p > 0,1$ nicht abzusichern); sie sind deutlich attraktiver als Kopf+Thorax ($p < 0,01$). Zwischen der Lockwirkung von Kopf+Thorax und der Attraktivität der Kontrollen besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,1$).

Der Schluß, daß für die Nahorientierung der Drohnen, die die hochzeitsfliegende Königin verfolgen, das Sekret der Tergittaschendrüsen verantwortlich ist, ist (nahezu) zwingend. Auch die Beobachtung des Verhaltens der Drohnen führt zum gleichen Ergebnis: Die Drohnen fliegen primär immer den Tergitstreifen an (Abb. 11), die 9-Oxodecensäure-Attrappe interessiert sie klar erkennbar weniger. Allerdings werden die mandibeldrüsenlosen Königinnen doch etwas mehr angefliegen als die Tergitstreifen (Tab. 12). Es ist dies, nach unserer Meinung, darauf zurückzuführen, daß die Tergitstreifen ein deutlich kleineres optisches Ziel darstellten als die Königinnen.

Die Drohnen versuchten häufig mit den Königinnen und den Tergitstreifen zu kopulieren. In 5 der 6 Versuche wurde jeweils eine Kopulation mit dem Tergitstreifen vollzogen (Abb. 12). Einmal kopulierte ein Drohn mit der 9-Oxodecensäure-Attrappe, nachdem kurz zuvor ein anderer sich mit dem Tergitstreifen verpaarte und gelähmt an diesem hängengeblieben war.

Gegenüber Kopf+Thorax zeigen die Drohnen das gleiche Verhalten wie bei der Kontrolle. Die Drohnen fliegen von beiden Objekten vornehmlich das Filtrierpapier mit 9-Oxodecensäure an. Dort verharren sie jedoch nicht länger als einige Sekunden (Abb. 10).

2. Der Anflug der Drohnen bei stehendem Karussell

a) Vergleich der Lockwirkungen von Königinnen mit Mandibeldrüsen, Königinnen ohne Mandibeldrüsen, 9-Oxodecensäure und Königinnen ohne Mandibeldrüsen + 9-Oxodecensäure

Die Anflughäufigkeit und Begleitflugdauer der Drohnen bei stehendem

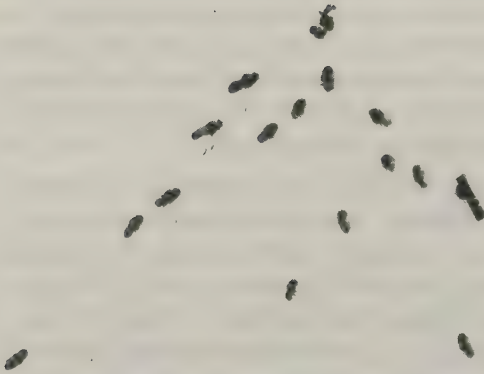


Abb. 11: Kometenförmige Flugformation der Drohnen windabwärts eines Tergitstreifens einer mandibeldrüsenlosen Königin. Ein Drohn hat bereits mit dem Tergit kopuliert. Rechts ein schwarzes Filtrierpapierröllchen mit 9-Oxodecensäure beduftet

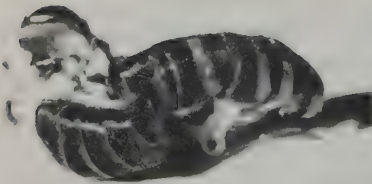


Abb. 12: Ein Drohn, der mit einem Tergitstreifen kopulierte; deutlich sichtbar der herausgeschleuderte Genitalapparat



Abb. 13: Ein Drohn bei der Kopulation mit Filtrierpapierröllchen, das mit Tergitextrakt beduftet wurde

(Tab. 14) stimmen weitgehend mit Anflughäufigkeit und Begleitflugdauer bei drehendem Karussell (Tab. 10, 11) überein. Die statistischen Absicherungen der Ergebnisse decken sich mit denen von Tabelle 10 und 11.

	♀ mit Mandibeldrüsen	♀ ohne Mandibeldrüsen	9-Oxodecensäure	♀ ohne M. + 9-Oxodecensäure	Kontrolle
Anflughäufig- keit d. Drohnen	8,3357 ($\pm$ 3,542)	0,5355 ($\pm$ 0,9225)	1,2394 ($\pm$ 1,4790)	8,6772 ($\pm$ 4,4756)	0,0821 ($\pm$ 0,1150)
Anflugdauer d. Drohnen	0,91 ($\pm$ 0,07)	0,19 ($\pm$ 0,27)	0,44 ($\pm$ 0,21)	0,94 ($\pm$ 0,07)	0,07 ($\pm$ 0,09)
Anzahl der Versuche	6	6	6	6	6

Tabelle 14: Mittelwerte der Anflughäufigkeit und Anflugdauer der Drohnen bei stehendem Karussell. In Klammern die Standardabweichungen. Kontrolle: schwarzes duftfreies Filtrierpapier von der Größe einer ♀, vergleiche Tab. 10 u. 11

Auch das Verhalten der Drohnen gegenüber den verschiedenen Testobjekten unterscheidet sich in keiner Weise von den Versuchen mit dem drehenden Karussell. Die Königinnen mit Mandibeldrüsen, die sowohl die Pheromone für die Fernanlockung und die Nahorientierung der Drohnen produzieren, werden sehr stark angefliegen und die Drohnen bleiben nahezu während der ganzen Versuchszeit in ihrer unmittelbaren Umgebung.

Sowohl die operierten Königinnen, die nur die Nahorientierungspheromone abgeben, als auch die 9-Oxodecensäure-Attrappe, die vor allem die Drohnen aus der weiteren Umgebung anlockt, sind für die Drohnen weitaus weniger attraktiv. Erst wenn beide Objekte gleichzeitig und benachbart angeboten werden, ist die Anflughäufigkeit und Anflugdauer ebenso groß wie bei den nichtoperierten Königinnen.

b) Vergleich der Lockwirkungen von Tergitstreifen, Kopf+Thorax und Filtrierpapierröllchen (Kontrolle)

Es wurde - wie bei den auf S. 44 beschriebenen Versuchen - immer gleichzeitig ein Filtrierpapierröllchen mit 9-Oxodecensäure geboten. Auch hier (Tab. 15) findet man gleiches wie bei den Versuchen mit drehendem Karussell (Tab. 12, 13). Diese Ergebnisse zeigen nochmals deutlich, daß die Tergittaschendrüsens die Nahattraktionspheromone produzieren. Die Drohnen fliegen bevorzugt den Tergitstreifen mit den Taschendrüsens an, während sie Kopf+Thorax kaum beachten.

	♀ ohne M. + 9-Oxodecensäure	Kopf+Thorax (♀ o.M.) + 9-Oxodecensäure	Tergit (♀ o.M.) + 9-Oxodecensäure	Kontrolle
Anflughäufigkeit der Drohnen	8,6772 (± 4,4756)	1,1904 (± 0,6671)	5,8888 (± 2,7185)	1,2752 (± 0,8256)
Anflugdauer der Drohnen	0,94 (± 0,07)	0,49 (± 0,12)	0,86 (± 0,12)	0,46 (± 0,22)
Anzahl d. Versuche	6	6	6	6

Tabelle 15: Mittelwerte der Anflughäufigkeit und Anflugdauer der Drohnen bei stehendem Karussell. In Klammern die Standardabweichungen. Kontrolle: 9-Oxodecensäure 100 µg auf schwarzes Filtrierpapier + schwarzes Filtrierpapier ohne Duft. Statistische Daten siehe Tab. 12 u. 13

3. Der Einfluß des Sekretes der Tergittaschendrüsens auf die Kopulationsbereitschaft der Drohnen

Die Versuche mit den Tergitstreifen vermittelten den Eindruck, daß die Taschendrüsenssekrete nicht nur für die Nahorientierung der Drohnen dienen, sondern vielleicht auch die Auslösung des Paarungsaktes bewirken. Mit einem weiteren Versuch wollten wir Aufschluß darüber erhalten, ob die Taschendrüsenspheromone tatsächlich einen Einfluß auf die Kopulationsbereitschaft der Drohnen haben.

Dazu wurden von zwei schwarzen Filtrierpapierröllchen (2,5 cm lang, Innendurchmesser 3 - 3,5 mm) eines mit 100 μ g 9-Oxodecensäure beduftet, das andere Röllchen blieb unbehandelt. Beide befestigten wir oben auf dem Karussell und achteten wiederum darauf, daß die Achse, die die beiden Röhrchen verbindet, senkrecht zur Windrichtung stand. Es wurde 9 Minuten beobachtet; kopulierte in dieser Zeit ein Drohn mit einem der Röllchen, wurde dies mit + bewertet (Tab. 16). Eine erfolgte Kopulation kann sehr leicht festgestellt werden, da der Drohn anschließend gelähmt und schließlich sterbend am Filtrierpapier hängenbleibt (Abb. 13).

Datum	Versuch I		Versuch II	
	Röllchen mit 9-Oxodecensäure	Röllchen ohne Duft	Röllchen mit 9-Oxodecensäure	Röllchen mit Taschendrüsensextrakt
3.7.1975	-	-	+ ₂	+ ₁
3.7.1975	+	-	+ ₂	+ ₁
3.7.1975	-	-	+ ₁	+ ₂
3.7.1975	-	-	+	-
4.7.1975	+	-	-	+
4.7.1975	+	-	-	-
11.7.1975	-	-	+ gleichzeitig	+
11.7.1975	+	-	+ ₂	+ ₁
11.7.1975	-	-	-	-
15.7.1975	-	-	-	+
16.7.1975	-	-	-	+
16.7.1975	+	-	+ ₁	+ ₂
16.7.1975	+	-	+ ₁	+ ₂
16.7.1975	+	-	-	+
16.7.1975	-	-	-	+

Tabelle 16: Einfluß des Taschendrüsensextrakts auf die sexuelle Aktivität der Drohnen. + = erfolgreiche Kopulation; - = keine Kopulation; die Zahlen unter den + - Zeichen in Versuch II sollen die Reihenfolge der Kopulationen zeigen. Statistischer Test: Vierfeldertafel.

Nach den 9 Minuten wurde das unbehandelte Filtrierpapierröllchen mit Taschendrüsensextrakt (Äquivalent einer Königin) beduftet, und zusammen mit der 9-Oxodecensäure oben auf dem Karussell den Drohnen angeboten. In den darauffolgenden 9 Minuten wurde wieder registriert, ob Drohnen mit den Röhrchen kopulieren (Tab. 16).

Ergebnisse: Bei Versuch I wurde ausschließlich die 9-Oxodecensäure-Attrappe angefliegen; gelegentlich kopulierten die Drohnen auch mit diesen Filterpapierröhrchen. Das unbeduftete Röllchen wurde nicht beachtet.

Nachdem die unbedufteten Attrappen mit Taschendrüsensextrakt getränkt worden waren (Versuch II), zeigten die Drohnen plötzlich großes Interesse dafür. In der Mehrzahl der Fälle kopulierten sie mit den Röllchen. Weniger häufig - aber doch öfter als bei Versuch I - fanden Kopulationen mit dem benachbarten mit 9-Oxodecensäure beträufelten Röllchen statt. - Insgesamt kopulierten die Drohnen in Versuch II wesentlich häufiger mit den Filtrierattrappen als in Versuch I ($p < 0,01$).

Das Verhalten der Drohnen vor und bei der Kopulation wurde gefilmt. Die Drohnen fliegen zunächst nur in einigen cm Abstand mit vorgestreckten Antennen windabwärts von den Filtrierpapierröllchen. Bevor sie sich auf diese setzen, prüfen sie sie, indem sie zu ihnen Kontakt mit ihren Antennen aufnehmen. Dann umfassen sie das Filtrierpapierröllchen schließlich mit ihren Vorderbeinen, die Hinterbeine sind dabei seitlich nach hinten gestreckt und krümmen ihr Abdomen ventral in die Öffnung des Filtrierpapierröllchens (Abb. 13). Mit einem deutlichen Knacks wird der Genitalapparat herausgeschleudert. Der Drohn ist im gleichen Augenblick vollkommen gelähmt und bleibt am Filtrierpapierröllchen haften.

Die Ergebnisse dieser Versuche lassen den Schluß zu, daß Pheromone der Taschendrüsen außer für die Nahorientierung auch für die Auslösung der Kopulation bei den Drohnen eine große Bedeutung besitzen.

DISKUSSION

Die Geheimnisse um den von manchen Autoren (z. B. MAETEPLINCK 1961) geradezu mystifizierten Hochzeitsflug der Bienenkönigin beginnen sich zu lichten. Die Paarung findet nicht in sonnennahen Höhen azurner Sphären statt, sondern in 10 bis 20 m Höhe im Bereich von Drohnensammelplätzen (S. 33, H. u. F. BUTTNER 1963); zumindest werden an Fesselballons aufgenägte Königinnen nur dort von Drohnen angefliegen. Dabei spielt die visuelle Lokalisation der Königin durch die Drohnen im Vergleich zur olfaktorischen sicher eine untergeordnete Rolle⁺ (s. S. 35 dieser Arbeit). Als Sexuallockstoff ist ohne Zweifel die - neben anderen Pheromonen - von der Mandibeldrüse gebildete 9-Oxodecensäure von Bedeutung. Man war längere Zeit davon überzeugt, daß von der Königin daneben keine weiteren Sexuallockstoffe produziert werden (C.G. BUTLER u. E.M. FAIREY 1964; C.G. BUTLER 1967). Diese Meinung mußte 1971 revidiert werden, als BUTLER zeigen konnte, daß ein weiterer Sexuallockstoff bei der Nahorientierung der Drohnen miteingeschaltet ist. Die Richtigkeit seiner Vermutung, daß dieses Nahorientierungspheromon von den Tergittaschendrüsen stammt, hat er auf folgende Art und Weise zu untermauern versucht.

BUTLER rieb das Abdomen einer zwei Tage alten, für Drohnen noch nicht attraktiven Königin gegen die Abdominaltergite einer 12 Tage alten (drohnenattraktiven) Königin, mit dem Erfolg, daß die Drohnen sich nun auch für das zu junge Bienenweibchen interessierten. Allerdings mußte man zugleich auch immer 9-Oxodecensäure bieten, da auch die Mandibeldrüsen der jungen Königin noch nicht in Funktion waren. Der Ausgang des Experiments spricht zwar für die Richtigkeit der BUTLERschen Annahme, beweist sie jedoch nicht schlüssig, weil beim Aneinanderreiben ja nicht nur abdominales, sondern auch über den Körper verschmieretes Mandibeldrüsensekret - mit zuwenig 9-Oxodecensäure zwar, aber vielleicht mit ausreichend viel mandibularem Nahorientierungspheromon - auf die junge Königin übertragen worden war.

⁺ Duftfreie Attrappen werden nach einer Angabe von L. GEPIG (1971) angefliegen, wenn sie überdimensional groß sind.

Wir haben bei unseren Tests, immer dann, wenn die Wirkung des Taschendrüsensekretes zu überprüfen war, ausschließlich nur solche Königinnen bzw. Teile davon verwendet, denen die Mandibeldrüsen am ersten imaginalen Lebenstag operativ (und vollständig) entfernt worden waren. Eine Lockwirkung konnte also keineswegs von deren Sekret ausgehen. Bei den Tests, bei denen wir nur die Tergitstreifen mit den anhaftenden Drüsen bzw. nur einen Extrakt aus diesen Streifen verwendeten, ist der Einfluß anderer Substanzen völlig auszuschließen, wenn man nicht annimmt, daß die in der Hypodermis verstreuten einzelligen (Leydig'schen) Drüsen den hochwirksamen Lockstoff produzieren.

Die Ergebnisse unserer Versuche bestätigen die Befunde von C.G. BUTLER. Das Taschendrüsensekret ist ohne Zweifel das Nahorientierungspheromon. Es ist allerdings nur dann voll wirksam, wenn von den Drohnen daneben auch die 9-Oxodecensäure wahrgenommen wird. Mit 9-Oxodecensäure beträufelte Attrappen, die man allein oder neben mit Taschendrüsensekret bedufteten Röllchen anbietet, werden zwar auch angefliegen und begattet, aber eindeutig weniger häufig als die mit dem Taschendrüsensekret bedufteten Attrappen (s. S. 49). Das unterschiedliche Verhalten der Drohnen war besonders auffällig, wenn die beiden Pheromone geboten wurden: Das besondere Interesse der Männchen galt den "Taschendrüsentrappen"; diesen widmeten sie mehr Zeit, sie flogen näher an sie heran und prüften sie häufiger und eingehender mit den Antennen. Sie wurden bevorzugt begattet.

Ob freifliegende Königinnen auch dann begattet werden, wenn ihnen das Taschendrüsensekret fehlt, kann nicht überprüft werden, da - wenigstens zur Zeit noch - eine Methode fehlt, diese Drüsen auszuschalten. Mandibeldrüsenlose freifliegende Königinnen jedenfalls werden begattet, wenn auch deutlich weniger regelmäßig als nicht operierte Tiere (R.A. MORSE et al. 1962).⁺ Am Karussell befestigte operierte Königinnen werden dagegen kaum beachtet (s. S. 39). Wir können nicht sagen, warum das so ist. Vielleicht spielt hier die freie Beweglichkeit eine Rolle. Dafür sprechen die Ergebnisse der Versuche mit dem bewegten Karussell (Tab. 11): Die Begleitflugdauer der Drohnen war hier größer als bei stehendem Karussell (Tab. 14).

⁺ Wir haben die Versuche von MORSE et al. wiederholt. Von 14 mandibeldrüsenlosen Königinnen wurden 5 begattet.

ZUSAMMENFASSUNG

Ziel dieser Arbeit war, die biologische Bedeutung der 1964 von M. RENNER und M. BAUMANN entdeckten Tergittaschendrüsen der Bienenkönigin aufzuklären. Neu entwickelte, quantitativ auswertbare Verhaltenstests brachten folgende Ergebnisse:

a) Das Sekret der Taschendrüsen wirkt stark anlockend auf junge Arbeiterinnen; es entfaltet seine volle Wirkung allerdings nur gemeinsam mit dem Sekret der Mandibeldrüsen: Das Mandibeldrüsensekret wirkt attraktiv über größere Distanzen, das Produkt der Taschendrüsen nur dann, wenn die Arbeitsbienen Fühlerkontakt mit dem Duftstoffträger aufnehmen können. Es scheint die "Hofstaatbildung" zu stabilisieren.

b) Das Sekret der Tergittaschendrüsen ist außerdem von hoher Bedeutung bei der Begattung der Bienenkönigin. Für die Anlockung der Drohnen aus größerer Entfernung ist auch hier ein Sekret der Mandibeldrüsen, die 9-Oxodecensäure, verantwortlich. Im Nahbereich der Königin ($\varnothing$ ca. 15 cm) überwiegt die Lockwirkung des Sekrets der Taschendrüsen deutlich; es erhöht außerdem die Kopulationsbereitschaft der Drohnen.

Chemische Untersuchungen machen wahrscheinlich, daß - analog zu den Mandibeldrüsen - die Taschendrüsen ein Gemisch von Pheromonen sezernieren. 9-Oxodecensäure wird von den Taschendrüsen nicht gebildet.

LITERATURVERZEICHNIS

- ALBER, M., JORDAN, R., RUTENFR, F. u. K.: Von der Paarung der Honigbiene. Z. Bienenforschung 3, 1-28, 1955
- BARBIER, M., LEDERER, E.: Structure chimique de la substance royale de la reine d'abeille. C.r.hebd.Seanc.Acad.Sci.; Paris 250, 4467-4469, 1960
- BUTLER, C.G.: The method and importance of the recognition by a colony of honeybees of the presence of its queen. Trans.R.ent. Soc.Lond. 105, 11-29, 1954
- Queen recognition by worker honeybees. Experientia 16, 424-425, 1960
- A sex attractant acting as an aphrodisiac in the honeybee. Proc.R.ent.Soc.Lond. 42, 71-76, 1967
- The mating behaviour of the honeybee. J.Entomology (A) 46, 1-11, 1971
- BUTLER, C.G., CALLOW, R.K., GREENWAY, A.R., SIMPSON, J.: Movement of the pheromone 9-Oxodec-2-enoic acid, applied to the body surfaces of honeybee. Ent.exp.&appl. 17, 112-116, 1974
- CALLOW, R.K., KOSTER, C.G. u. SIMPSON, J.: Perception of the queen by workers in a honeybee-colony. J.apic.Res. 12, 159-166, 1973
- CALLOW, R.K., JOHNSTON, N.C.: The isolation and synthesis of queen substance 9-Oxodec-trans-2-enoic acid, a honeybee pheromone. Proc.R.ent.Soc.Lond. (B) 155, 417-432, 1961
- FAIREY, E.M.: Pheromones of the honeybee: biological studies of the mandibular gland secretion of the queen. J.apic.Res. 3, 65-76, 1964
- PATON, F.N.: Inhibition of queen rearing by queen honeybees of different ages. Proc.R.ent.Soc.Lond. (A) 37, 114-116, 1962
- SIMPSON, J.: The source of queen substance of the honeybee. Proc.R.ent.Soc.Lond. (A) 33, 120-122, 1958
- SIMPSON, J.: Pheromones of the honeybee. An olfactory pheromone from the Korschewnikow gland of the queen. Univ.Libice Sci.Stud. 4 33-36, 1965
- SIMPSON, J.: Pheromones of the queen honeybee which enable her workers to follow her when swarming. Proc.R.ent.Soc.Lond. (A) 42, 149-155, 1967

- CALLOW, P.K., JOHNSTON, N.C.: The chemical constitution and synthesis of queen substance of honeybee. *Bee World* 41, 152-153, 1960
- FRISCH, K. von: *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*, Berlin 1965
- GAFY, N.E.: Mandibular gland extirpation in living queen and worker honeybees. *Ann.ent.Soc.Am.* 54, 529-531, 1961a
- Queen honeybee attractiveness as related to mandibular gland secretion. *Science* 133, 1479-1480, 1961b
- Chemical mating attractants in the queen honeybee. *Science* 136, 773-774, 1962
- Observation of mating behaviour in the honeybee, *J.apic.Res.* 2 3-13, 1963
- Pheromones of the honeybee, *Apis mel.* from: Control of insect behaviour by naturel products, 29-53, ed.D.L.Wood, R.M. SILVERSTEIN, M. NAKAJIAMA New York: Academic Press. 1970
- GEFIG, L.: Wie Drohnen auf Königinnen-Attrappen reagieren. *Schweiz. Bienenztg.* 94, 558-562, 1971
- GROOT, A.P., VOOGD, S.: On the ovary development in queenless worker-bees. *Experientia* 10, 384-385, 1954
- HAMANN, E.: Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeitsbienen? *Ins.soc.* 4, 91-106, 1957
- HEGELHAUS, F.: *Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen*. Zool. Jahrbuch 43, 369, 1922
- HOLZMANN, J.: *Das Verhalten der Bienenköniginnen vor und nach den Begattungsflügen mit besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der Tergittaschendrüsen*. Zulassungsarbeit, München 1970
- LUKOSCHUS, F.: Zur Entwicklung von Leydigischen Hautdrüsen bei der Honigbiene (*Apis mel.*). *Z.Morph.u.Ökol.Tiere* 51, 261-270, 1962
- MAETERLINCK, M.: *Das Leben der Bienen*. Jena 1901

- MORSE, R.A., GARY, N.E.: Further studies of the responses of honeybee colonies to queens with extirpated mandibular glands. *Ann.ent. Soc.Am.* 56, 372-374, 1963
- GARY, N.E., JOHANSSON, T.S.K.: Mating of virgin queens following mandibular gland extirpation. *Nature Lond.* 194, 605, 1962
- NEDEL, J.O.: Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienenarten. *Z.Morph.u.Ökol.d.Tiere* 49, 139-183, 1960
- PAIN, J.: La "substance de fécondité" dans le développement des ovaires des ouvrières d'abeilles. Critique des travaux de Müssbichler. *Ins.soc.* 1, 59-69, 1954
- Sur la pheromone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques. *Ann.Abeille* 4, 73-152, 1961
- PAIN, J., HÜGEL, M.F., BARBIER, M.: Sur les constituents de melange attractif des glandes mandibulaires des reines d'abeilles a differents stades de leur vie. *C.r.hebd.Seanc.Acad.Sci.*, Paris 251, 1046-1048, 1960
- RUTTNER, F.: Les extraits des glandes mandibulaires des reines d'abeilles attirent les males lors du vol nuptial. *C.r.Acad.Aci.*, Paris 256, 512-515, 1963
- RENNER, M., BAUMANN, M.: Über Komplexe von subepidermalen Drüsenzellen (Duftdrüsen?) der Bienenkönigin. *Naturwissensch.* 51, 68-69, 1964
- HEINZELLER, T. u. WACHINGER, A.: Über die Saugleistung der Bienen. In Vorbereitung.
- RUTTNER, F.: Wie findet man Drohnensammelplätze? *Dtsch.Bienenzeitschr.* 17, 124, 1966
- RUTTNER, H. u. F.: Die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. *Bienenvater* 10, 297-300, 1963
- Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 3. Flugweite und Flugrichtung der Drohnen. *Z.Bienenforschung* 8, 332-354, 1966
- SIMPSON, J.: Queen perception by honeybee swarms. *Nature.Lond.* 199, 94-95, 1963

SZABO, T.J., TOWNSEND, G.F.: Behavioural studies on queen introduction in the honeybee. 1. Effect of the age of workers (from a colony with a laying queen) on their behaviour towards an introduced virgin queen. J.apic.Res. 13, 19-25, 1974

VELTHUIS, H.H.W.: Mandibular gland extirpation and the recognition of the queen. Apimondia (XX international beekeeping jubilee congress, Bucharest), 1965

--- Queen substance from the abdomen of the honeybee queen. Z.vergl. Physiol. 70, 210-222, 1970

--- ES, J.van: Some functional aspects of the mandibular glands of the queen honeybee. J.apic.Res. 3, 11-16, 1964

YADAVA, P.P.S., SMITH, M.V.: Aggressive behaviour of Apis mel. workers towards introduced queens. I. Behavioural mechanism involved in the release of worker aggression. Behaviour 39, 212-236, 1971

ZMARLICKI, C., MORSE, R.A.: The effect of mandibular gland extirpation on the longevity and attractiveness to workers of queen honeybees. Ann.ent.Soc.Am. 57, 73-74, 1964

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. Autrum danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes.

Herrn Prof. Dr. H. Rembold vom Max-Planck-Institut für Biochemie/Martinsried danke ich für die Beratung beim biochemischen Teil der Arbeit, Herrn Dr. Th. Heinzeller für fruchtbare Diskussionen, den Herren Imkermeister Schmidt und Hentschel für die mannigfache immerliche Hilfe.

Herr Dr. K.E. Kaissling vom Max-Planck-Institut für Verhaltensforschung/Seewiesen stellte mir dankenswerterweise 9-Oxodecensäure zur Verfügung.

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. M. Renner, der mir das Thema stellte und mir bei der Arbeit kritisch und mit großer Unterstützung zur Seite stand.

Die Arbeit wurde aus Mitteln der DFG, die Prof. Renner zur Verfügung standen, unterstützt.

Lebenslauf

Ich wurde am 20. Juni 1947 in Augsburg geboren. Mein Vater ist Kriminaloberrat.

Ich besuchte zunächst bis zur 3. Klasse die Volksschule in Augsburg, danach bis zur 5. Klasse die Volksschule in Neusäß/Augsburg.

1958 trat ich in das Gymnasium in Landsberg/Lech ein und legte dort 1967 das Abitur ab.

Im Wintersemester 1967/1968 schrieb ich mich an der Ludwig-Maximilians-Universität für die Fächer Biologie und Chemie ein und legte im Sommer 1972 in beiden Fächern das Staatsexamen ab.

Im Januar 1973 begann ich die Doktorarbeit bei Prof. Renner, die ich im Frühjahr 1976 abschloß.

Seit Februar 1976 gehöre ich als Studienreferendar dem pädagogischen Seminar am Rupprecht-Gymnasium, München, an.

